

Eine Sternaldrüse bei Kurzflügelkäfern.
Systematische Verbreitung
sowie Bau, Inhaltsstoffe und Funktion
bei *Eusphalerum minutum* (L.)
(Coleoptera: Staphylinidae)

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften
vorgelegt beim Fachbereich Biologie
der Johann Wolfgang Goethe-Universität
zu
Frankfurt am Main
— von

RALF KLINGER
—
aus Limburg a. d. Lahn

1980

Frankfurt am Main 1979

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Maschwitz für die Überlassung des Themas sowie für wertvolle Anregungen und Diskussionen. Allen Mitgliedern seiner Arbeitsgruppe danke ich für ihre Unterstützung. Herrn Dr. Barckhausen danke ich für seine Hilfe bei der Anfertigung von Aufnahmen am Rasterelektronenmikroskop.



Dekan: Prof. Dr. H. M. Jahns

1. Berichterstatter: Prof. Dr. U. Maschwitz

2. Berichterstatter: Priv.-Doz. Dr. N. Koeniger

Tag der mündlichen Prüfung: 21. 3. 1980

*Mit Genehmigung des Fachbereichs Biologie zum Druck gekürzt.
Ein Exemplar der ungekürzten Arbeit liegt in der Senckenbergischen Bibliothek der Universität vor.*

Einleitung

Die Staphylinidae bilden eine umfangreiche und außerordentlich heterogene Familie der Käfer. Ihre Heterogenität drückt sich in ihrem Habitus und in ihrer Biologie [63, 97] aus, äußert sich vor allem aber in der vergleichsweise großen Anzahl verschiedener Komplexdrüsentypen [2, 6, 34, 35, 55, 70, 71, 111, 112, 113], die auch chemisch eine ungewöhnliche Vielfalt erkennen lassen [1, 5, 6, 15, 18, 48, 85, 131, 157]. Die Komplexdrüse stellt demnach bei Staphylinidae sicher kein synapomorphes Merkmal dar. Hierin unterscheidet sich diese Familie von anderen Käferfamilien, die nach vergleichenden Untersuchungen eine mit ihrer systematischen Gruppierung morphologisch wie chemisch harmonisierende Komplexdrüsenbildung erkennen lassen [74, 75, 76, 104, 129, 130, 147, 148].

Die Heterogenität der Staphylinidenkomplexdrüsen eröffnet die Möglichkeit, innerhalb dieser Familie bestehende Untergruppierungen zu belegen. Der Unterfamilie Omaliinae, die durch zahlreiche Plesiomorphien gekennzeichnet ist [24, 25, 26, 60, 63, 69], könnte hier eine Schlüsselstellung zukommen. Vorarbeiten lassen die Ausbildung einer neuartigen Sternaldrüse erkennen, deren Bau und Funktion am Beispiel des Omaliinen *Eusphalerum minutum* (L.)

sphalerum minutum (L.) schwerpunktmäßig beschrieben werden soll.

Bei der Untersuchung der Funktion der Sternaldrüse ist zu beachten, daß vergleichbare Komplexdrüsen anderer Insekten zum Teil mehrere Funktionen erfüllen [19, 66, 96, 107, 145]. Es gilt daher, die aufgrund der in der Drüse nachgewiesenen Hauptkomponenten vermutete Funktion im Bereich der chemischen Verteidigung [84] nicht allein zu bestätigen und zu beschreiben, sondern alle weiteren potentiellen Funktionen dieser Sternaldrüse unter weitgehend natürlichen Bedingungen im Freiland zu prüfen. Angesichts bisheriger Arbeiten, das gilt insbesondere für Untersuchungen an sogenannten »Wehrdrüsen«, hat ein solches Vorgehen exemplarischen Charakter.

Das Ziel dieser Arbeit besteht demnach zunächst in einer morphologischen Beschreibung und in einer phylogenetischen Interpretation dieser neuartigen Sternaldrüse eines systematisch interessanten Vertreters der Staphylinidae sowie in der Untersuchung ihrer Funktion unter weitgehend natürlichen Bedingungen bei Beachtung aller potentiellen Funktionen. Darüber hinaus beinhaltet diese Arbeit einen ersten Beitrag zur Biologie dieses untypischen Staphyliniden.

Material und Methoden

Die Untersuchungen werden im wesentlichen an *Eusphalerum minutum* (L.) durchgeführt. Im Rahmen einer vergleichenden Übersicht über Bau und Verbreitung der Sternaldrüse werden weitere 65 Arten aus 34 Gattungen und 9 Unterfamilien in die morphologische Bearbeitung einbezogen.

Präparation: Die Präparation der 1,5–4,0 mm großen Käfer erfordert spezielle Werkzeuge wie Mikroskalpelle, Hakennadeln und Uhrmacherpinzetten, die zum Teil selbst angefertigt wurden. Es bewährten sich je nach Präparationsziel zwei verschiedene Techniken. Nach der einen Methode wird das Abdomen entlang der Pleuren aufgeschlitzt, so daß nach Abheben der Tergite die Sternaldrüse unverseht freiliegt. Nach einer zweiten Methode wird bei mazerierten Tieren das 8. Sternit nach hinten herausgezogen, wobei die an diesem Sternit anhaftende Sternaldrüse mit herausgelöst wird. Die Präparate lassen sich mit H_2O_2 und Ammoniak [nach 10] beliebig aufhellen und können mit Direkttiefschwarz E [148] differenziert gefärbt werden.

Histologie: Nach Fixierung in Bouin nach Dubosq-Brasil wurden die Käfer in Methylmetacrylat [nach 124] eingebettet. Die Schnitte wurden mit Azan nach Heidenhain, mit Masson-Trichrom nach Goldner und mit Pikrinsäure Thiazinrot nach Domagk gefärbt.

Rasterelektronenmikroskopie: Die Präparate wurden mit einem Gemisch aus Chloroform und Methanol vorbehandelt oder in 3%igem Glutaraldehyd, Caccodylatpuffer und Saccharose fixiert.

Transmissionselektronenmikroskopie: Nach Fixierung mit Glutaraldehyd in Phosphatpufferlösung und Nachfixierung in einer Osmium-Phosphatpuffer-Saccharoselösung wurden die Objekte in ein Epon-Aralditgemisch eingebettet. Dickschnitte dieser Präparate wurden mit Methyleneblau gefärbt und auch lichtmikroskopisch ausgewertet.

Extraktion der Sekrete: Von verschiedenen verwendeten Lösungsmitteln erwiesen sich Diäthyläther und Ameisensäure als geeignet. Sie wurden allein oder in Mischung verwendet.

Dünnschichtchromatographie: Nach Extraktion in Pentan und Kopplung an 2,4 Dinitrophenylhydrazon erfolgte die Identifizierung des Aldehyds der Komplexdrüse auf 2-Phenoxyäthanol-Azeton imprägnierten Platten mit Petroläther als Laufmittel [nach 151].

Gaschromatographie: Die Trennung und Identifizierung der Carbonsäure erfolgte gaschromatographisch mit 3 verschiedenen Säulen: Säule A: 4% Carbowax 1500 auf Chromosorb G AW-DMCS 80–100 mesh, Säule B: 25% Diäthylhexylsebacinat und Sebacinsäure auf Silicagel 60–80 mesh, Säule C: 2,5% Carbowax 20 M auf Chromosorb G AW-DMCS 80–100 mesh. Es wurde isothermisch mit Stickstoff als Trägergas gearbeitet.

Zur Haltung der Versuchstiere: Die Käfer wurden entweder bei Zimmertemperatur in speziell konstruierten Holzkäfigen an getopften *Ranunculus* spec. oder bei etwa 10° C in Plastikfrischhalteboxen mit Gipsboden gehalten. Die Plastikboxen dienten auch zur Haltung der in Laborversuchen verwendeten Prädatoren.

Sekretapplikator: Zur Untersuchung der Wirkung synthetischer Substanzen wurde mit einem eigens konstruierten Sekretapplikator gearbeitet. Die Testsubstanzen wurden zunächst in Eppendorfszentrifugenröhrchen abgefüllt. Vor Versuchsbeginn wurde der festschließende Deckel des Gefäßes durch einen zweifach durchbohrten Deckel ersetzt. Durch eine Bohrung wurde als Ausströmdüse ein um 90° abgewinkeltes

Schmelzpunktröhrchen geschoben, während die andere Öffnung die stark verjüngte Spitze eines Glasrohres aufnahm, das oben mit einem Pipettenhütchen versehen war.

Olfaktometer: Das für die Sexpheromonversuche verwendete Olfaktometer bestand aus einem senkrecht aufgestellten Glasrohr (10 cm L, 3 cm $\varnothing$), in das ein zweites, kürzeres Glasrohr so eingepaßt wurde, daß zwei übereinanderliegende und mit Fließpapier verschließbare Kammern erhalten wurden. Von oben wurde angefeuchtete Luft durch beide Kammern geleitet, die Duftstoffe von Käfern der oberen Kammer zu den Käfern der unteren Kammer transportierte.

Statistische Testverfahren: t-Test für unabhängige Stichproben, U-Test von Wilcoxon; Mann & Whitney für verteilungsfreie, diskrete Stichproben; χ^2 -Tests (Anpassungstest, 4-Feldertafel, $k \cdot 2$ -Feldertafel nach Brand & Snedecor); Test zur Bestimmung unbekannter Alternativwahlen bei kleinem Stichprobenumfang [nach 56].

Deskriptive Statistik: trimmed mean für gestörte Normalverteilungen; Standardnormalverteilungen und Prüfung einer empirischen Verteilung auf Normalität; Produkt-Moment-Korrelationskoeffizient r_{xy} ; Schätzung von linearen Regressionsgeraden des Typs $y = mx + b$; Poissonverteilung mit $b\lambda + a$; negative Binominalverteilung mit Schätzung von k durch Iteration; Neyman-Verteilungen mit $m = 0$, $m = 1$, $m = 2$, $m = \infty$; Assoziationskoeffizient $\sqrt{V\chi}$.

Ergebnisse

I. Morphologischer Teil

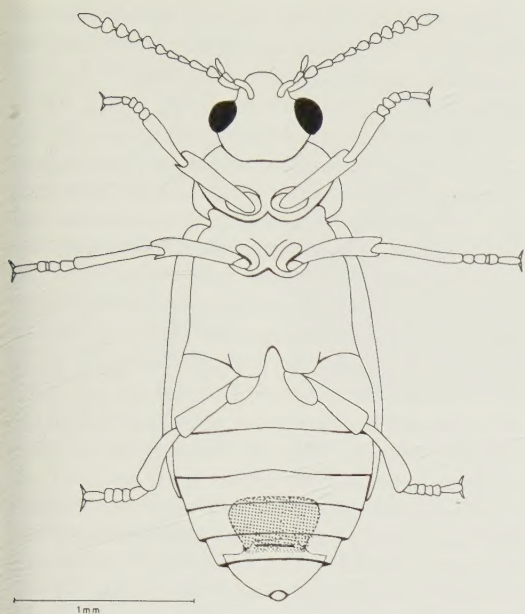
Der Staphylinide *Eusphalerum minutum* (L.) weist zwischen dem 7. und 8. Abdominalsegment in beiden Geschlechtern eine große, sternale Komplexdrüse auf, in der ein für diese Käfer typisches, stark riechendes Sekret gebildet wird. Es sind ferner zahlreiche sogenannte »Hautdrüsen« entwickelt, die als mehrzellige Kleinorgane in Form einzeln stehender Elemente über das gesamte Abdomen des Käfers verteilt sind. Ebenfalls über das gesamte Abdomen verteilt treten einzellige Strukturen auf, die jedoch lichtmikroskopisch nicht als Drüsenzellen zu identifizieren sind.

1. Die Hautdrüsen

Die Hautdrüsen treten in zwei Typen [A, B] auf, denen ein Aufbau aus drei hintereinanderliegenden Zellen gemeinsam ist. Sie zeigen morphologisch eine weitgehende Übereinstimmung mit den Hautdrüsen anderer Käfer [32, 80].

2. Die komplexe Sternaldrüse am 8. Segment

Lage und allgemeiner Aufbau der Drüse: Die Sternaldrüse liegt an der Ventralseite des Abdomens im Bereich der Sternite 6, 7 und 8. Sie be-



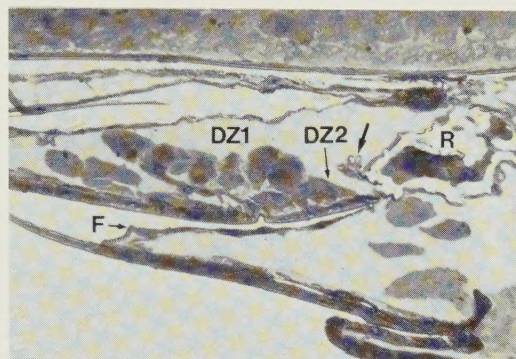
1. Schematische Darstellung der Unterseite eines *E. minutum* zur Veranschaulichung der Lage der Sternaldrüse.

steht aus einer Gruppe von Drüsenzellen, die oberhalb des 8. Sternits liegen und aus einem unpaaren, mediangelegenen Reservoir, das zwischen 7. und 8. Sternit mündet (Abb. 1). Die Mündung des Reservoirs wird von einer Platte überdacht (Abb. 2 und 4 oben), die sich direkt an den Vorderrand des 8. Sternits anschließt. Diese Struktur (abgekürzt »PST8« = Projektion an Sternit 8) hat im Rahmen der Drüsenmorphologie eine besondere Bedeutung.

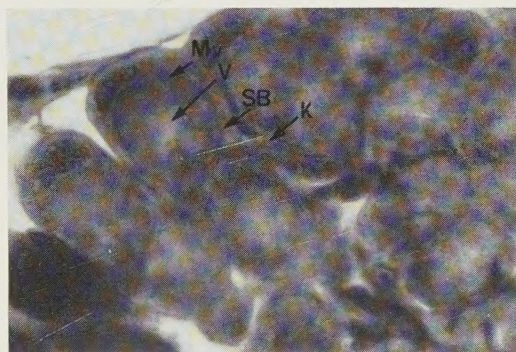
Das Reservoir: Es handelt sich um ein rundliches, ungegliedertes Säckchen, dessen dorsale Intima mit dem Vorderrand von PST8 verbunden ist, während die ventrale Wand im distalen Rand des 7. Sternits endet. Hier erhebt sich eine zur Reservoiröffnung quer verlaufende Falte, die sich gegen das darüberliegende 8. Sternit legt und den Verschluss der Reservoiröffnung bildet (Abb. 2). Die Kutikula des Reservoirs weist keine wesentlichen Veränderungen gegenüber der Intersegmentalmembran dieses Abdominalbereichs auf, so daß die Entstehung des Reservoirs als Invagination der Intersegmentalmembran noch deutlich erkennbar ist.

Die Vorderrandstruktur des 8. Sternits »PST8«: Der entlang des Sternitvorderrandes ausgebildete Vorsprung »PST8« läßt wesentliche Elemente der Sternaldrüse erkennen. Er überdacht den Mündungsbereich des Reservoirs in ganzer Breite und

enthält die Mündungen aller Drüsenzellkanälchen der Sternaldrüse. In einem Porenstreifen in der Mitte von PST8, der laterad abgesenkt ist und beiderseits in Gestalt eines perforierten Tubus fortgesetzt wird (Abb. 4 oben), münden die Drüsenzellkanälchen des Drüsentyps 1. Vor dem Porenstreifen liegen die Mündungsporen des 2. Drüsentyps der Sternaldrüse. Weitere Poren finden sich entlang der Basis von PST8 (BPo) und an den zu einer Rinne abgesenkten Seitenrändern des Vorsprungs (RiPo). Diese Poren enthalten einzellige, kolbenartige Strukturen, die möglicherweise zu einem dritten Zelltyp der Sternaldrüse gehören, jedoch lichtmikroskopisch nicht sicher identifizierbar waren.



2. Längsschnitt durch die Sternaldrüse eines *E. minutum*. Das Reservoir (R) der Drüse mündet zwischen dem 7. und 8. Sternit. Es wird durch eine Falte (F) am Hinterend des 7. Sternits verschlossen. Die dorsale Intima des Reservoirs ist vor dem Sternitvorsprung mehrfach gefaltet (Pfeil). Die Drüsenzellen gehören zwei Zelltypen an (DZ1 und DZ2).



3. Die Drüsenzellen (DZ1) weisen in ihrer Mitte ein Vesikel auf (V), das von Mikrovilli (Mv) umgeben ist. Das Vesikel kommuniziert mit einem Sammelbecher (SB), an den sich das Sekretaushrkanälchen (K) anschließt.

Die Drüsenzellen: Die beiden Drüsentypen der Sternaldrüse unterscheiden sich nicht allein in der Lage ihrer Mündungen in PST8, sondern weisen auch morphologisch deutliche Unterschiede auf.

Jede Drüsenzelle des Typs 1 weist ein zentrales Vesikel auf, das von einem Mikrovillisaum umgeben ist. Eine becherartige Erweiterung des Ausführkanälchens (Sammelbecher) unterbricht die Mikrovillizone und steht in breiter Öffnung mit dem zentralen Vesikel in Verbindung (Abb. 2 und 3). Dieser Sammelbecher könnte in Bau und Funktion einem stark vereinfachten Vesikelorganell entsprechen.

Der zweite Zelltyp, der als paarig vorhandener Komplex vor dem größeren Komplex des ersten Drüsentyps ausgebildet ist (Abb. 2), erweist sich als identisch mit dem Hautdrüsentyp A, der vereinzelt auf den Segmenten auftritt. Er besteht aus einer Kanalzelle und zwei Drüsenzellen, die zusammen eine morphologische und funktionelle Einheit bilden. Die beiden Drüsenzellen weisen je ein zentrales Lumen auf, in das zahlreiche Mikrovilli hineinragen. Die Mikrovilli umgeben ein im Innern des Vesikels liegendes Vesikelorganell, das sich bei dem Hautdrüsentyp A im wesentlichen im Lumen der medullaren Zelle befindet. Es findet seine direkte Fortsetzung im anschließenden Ausführkanälchen.

Die Muskulatur des Drüsenbereichs: Verglichen mit der typischen Muskulatur mittlerer Abdominalsegmente unterliegt die Muskulatur im Bereich der Abdomenspitze und der Sternaldrüse einer erheblichen Abwandlung, die die Sekretabgabe begleitenden, wischenden Abdomenbewegungen ermöglicht. Die Entleerung des Reservoirs erfolgt über eine Erhöhung des Hämolympdruckes im Abdomen, wobei ein kräftiges Drüsenmuskelpaar (Diagonalmuskelpaar), das vom äußeren Vorderrand des 7. Sternits zu den Seiten von PST8 zieht und teilweise auch an der ventralen Reservoirwand inseriert, die Reservoiröffnung aufzieht und gleichzeitig den Vorderrand des stark gekrümmten 8. Sternits einschließlich PST8 streckt und dabei von der Verschlussfalte abhebt. Eine spezielle muskuläre Ummantelung des Sternaldrüsenreservoirs fehlt.

Biometrische Untersuchungen: Eine biometrische Analyse bestätigt das Fehlen eines Sexualdimorphismus bei *E. minutum*. Die Größe der Sternaldrüse korreliert mit der Größe der Käfer, kleinere Tiere haben in ihrer entsprechend kleineren Sternaldrüse weniger Sekret zur Verfügung. Schließlich erweisen sich bestimmte Strukturen von PST8 als geeignete systematisch-taxonomische Merkmale.

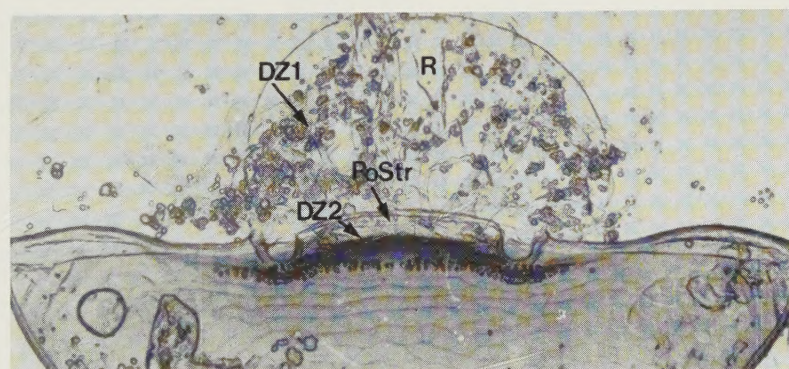
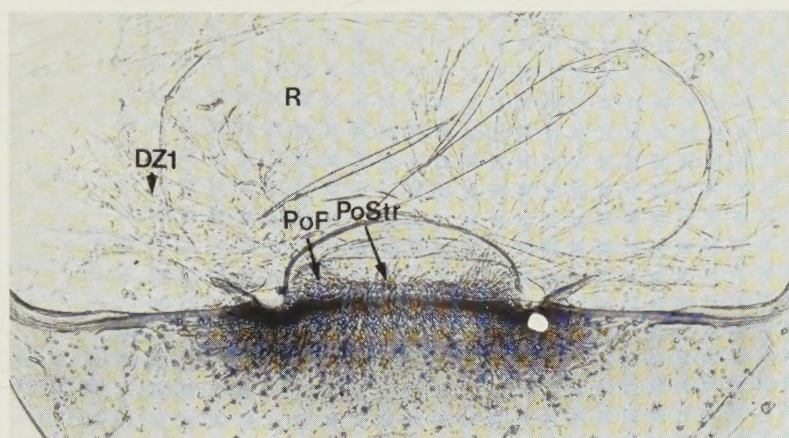
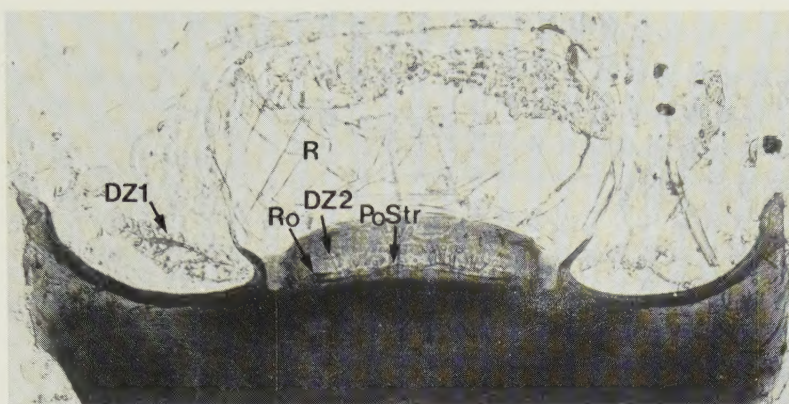
Andere Sternaldrüsentypen: Die bei allen untersuchten Vertretern der beiden Unterfamilien Omaliinae und Proteinae ausgebildete Sternaldrüse weist im Vergleich zur Drüse von *E. minutum* bei vielen Arten Abweichungen auf, die bereits in der Organisation des für die Sternaldrüse typischen Sternitvorsprungs PST8 erkennbar sind. Die Abweichungen betreffen vor allem die Anordnung der Mündungsporen der Drüsenkanälchen beider Drüsentypen sowie die Form und Größe des PST8, während die sternale Lage am 8. Segment, die Ausbildung eines medianen unpaaren Reservoirs und das Vorhandensein des PST8 allen Sternaldrüsentypen gemeinsam ist. Zwei Beispiele, die zur Ergänzung auch histologisch bearbeitet wurden, sollen die Variabilität der Sternaldrüse verdeutlichen (Abb. 4).

Die Sternaldrüse von *Latrimaeum atrocephalum* (Gyll.) weist einen stärker halbrund vorgezogenen PST8 auf. Die Kanälchen der Drüsenzellen des Typs 1 münden in einem Porenstreifen, der lateral nicht abgesenkt ist und dem auch das für die Sternaldrüse von *E. minutum* charakteristische, sich lateral an den Porenstreifen anschließende Rohr fehlt. Statt dessen ist der Porenstreifen lateral zu einem ovalen Porenfeld erweitert. Während die Drüsenzellen, deren Kanälchen im Porenstreifen münden, wie bei *E. minutum* über PST8 liegen, sind die Drüsenzellen, deren Kanälchen im Porenfeld münden, der dorsalen Reservoirwand aufgelagert (vergl. Abb. 4 oben und Mitte).

Die Sternaldrüse von *Proteinus ovalis* (Steph.) weist stärkere Unterschiede auf (Abb. 4 unten). Unmittelbar am Vorderrand des PST8, der den Vorderrand des 8. Sternits kaum überragt, verläuft der Porenstreifen mit den Mündungen der Kanälchen von Drüsentyp 1. Alle Zellen liegen der Reservoirwand an. Hinter dem Porenstreifen (– nicht wie bei *E. minutum* und *L. atrocephalum* davor –) münden die Kanälchen des zweiten Zelltyps. Die Drüsenzellen des Typs 1 stimmen bei den drei Arten weitgehend überein, wenn auch der Sammelbecher bei *E. minutum* in breiter Öffnung, bei *L. atrocephalum* in stärker verengter und bei *P. ovalis* in kanalartig verengter Öffnung mit dem zentralen Vesikel der Drüsenzelle kommuniziert. Die Drüsenzellen des Typs 2 stimmen bei *E. minutum* und *L. atrocephalum* gut überein, während sie bei *P. ovalis* durch ein zweigliedriges Vesikelorganell ausgezeichnet sind.

Systematische Übersicht über Sternaldrüsentypen: Eine vergleichende Übersicht über die Sternaldrüsen von 58 Arten und 26 Gattungen der beiden Unterfamilien Omaliinae und Proteinae, die auf der Auswertung von Strukturen auf dem

4. Vergleichende Darstellung der Sternaldrüse von *E. minutum*/Omaliinae (oben), *L. atrocephalum*/Omaliinae (Mitte) und *P. ovalis*/Proteinae (unten), die sich nach KOH Mazeration zusammen mit dem 8. Sternit leicht herauslösen lassen. Der Sternitvorsprung PST8 enthält die Mündungen der Kanälchen aller Drüsenzellen. Ihre Anordnung ist bei den drei Arten unterschiedlich. Die Mündungen der DZ2 sind bei *E. minutum* und *L. atrocephalum* dem Porenstreifen (PoStr) der DZ1 vorgelagert, während sie bei *P. ovalis* hinter dem Porenstreifen liegen. Der Porenstreifen (PoStr) ist bei *E. minutum* beiderseits durch ein Rohr (Ro) verlängert, bei *L. atrocephalum* dagegen zu einem lateralen Porenfeld (PoF) erweitert. Die Drüsenzellen DZ1, deren Kanälchen im Porenfeld münden, liegen der Reservoirwand auf. Bei *P. ovalis* liegen alle DZ1 dem Reservoir an.



Sternitvorsprung PST8 basiert, macht die Vielfalt der Drüsentypen deutlich, die einerseits einen Überblick über die anagenetische Entwicklung des Organs geben und andererseits in der Systematik Anwendung finden. Die beiden Unterfami-

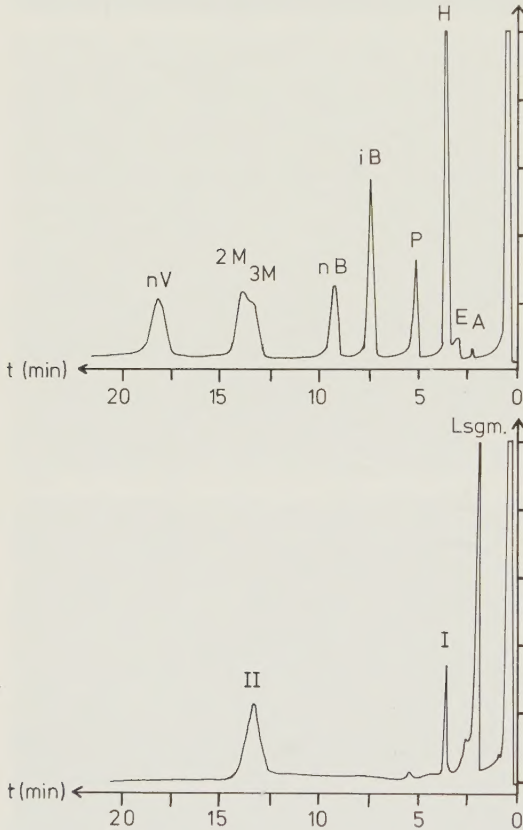
lien Omaliinae und Proteinae sind in ihrer Sternaldrüsenmorphologie deutlich voneinander abgesetzt, während die Tribus innerhalb der Unterfamilie Omaliinae z. Teil weniger deutlich unterschieden sind.

II. Chemischer Teil

1. Das Sekret der Sternaldrüse

Das Sekret von *E. minutum* enthält in beiden Geschlechtern in einem etwa übereinstimmenden Mengenverhältnis zwei Hauptkomponenten (vgl. Abb. 5 und 6).

Komponente I: Der Niederschlag, den das Sekret mit DNPH bildet, sowie auch der »wanzenartige« Geruch lassen einen niedermolekularen Al-

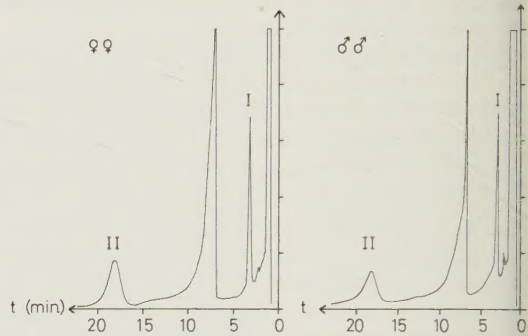


5. (oben). Gaschromatogramm eines Gemisches aus neun verschiedenen Substanzen zur Prüfung der Trenneigenschaften der Säule *B*. A = Ameisensäure; E = Essigsäure; H = trans-Hex-2-en-1-al; P = Propionsäure; iB = iso Buttersäure; nB = n Buttersäure; 3M = 3-Methylbuttersäure; 2M = 2-Methylbuttersäure; nV = n-Valeriansäure. (Säule *B*, 130° isothermisch, 50 ml N₂/h).

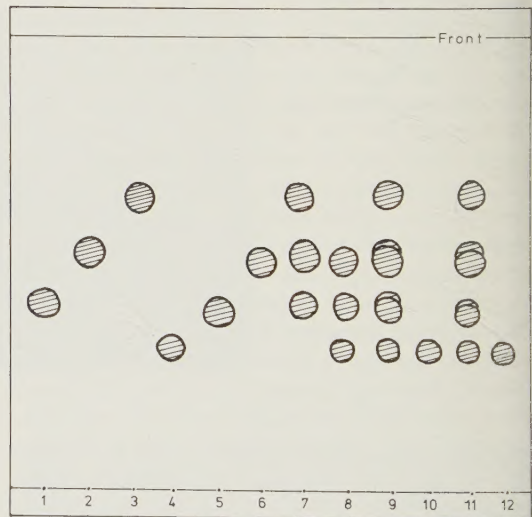
(unten). Das Gaschromatogramm eines Ameisensäure-Diäthyläther-Extrakts der Sternaldrüse von etwa 60 *E. minutum* beiderlei Geschlechts zeigt zwei Hauptkomponenten (I und II), deren Retentionszeit mit denen von trans-Hex-2-en-1-al resp. 3-Methylbuttersäure übereinstimmt.

dehyd erwarten, der dünn-schichtchromatographisch als trans-Hex-2-en-1-al bestimmt wurde (Abb. 7). Dieses Ergebnis läßt sich gaschromatographisch bestätigen (Abb. 5).

Komponente II: Der ranzige Geruch und die schwach saure Reaktion ($\text{pH} \sim 4$) des Sekretes lassen eine Karbonsäure der Kettenlänge $\text{C}_3 - \text{C}_5$ erwarten, die gaschromatographisch mit Hilfe von drei verschiedenen Säulen als 3-Methylbuttersäure bestimmt wurde (Abb. 5).



6. Die Sternaldrüsensekrete der Männchen und Weibchen von *E. minutum* sind gleich (Säule C, 130° isothermisch, 55 ml N₂/h).



7. Dünnschichtchromatogramm des DNP-Niederschlags aus dem Sekret der Sternaldrüse. 1 = Hexanal; 2 = Octanal; 3 = Decanal; 4 = t-Hexenal; 5 = t-Octenal; 6 = t-Decenal; 7 = Mischung der Aldehyde 1–3; 8 = Mischung der Aldehyde 4–6; 9 und 11 = Mischung aller Aldehyde 1–6; 10 und 12 = Aldehyd aus der Sternaldrüse von *E. minutum*.

Das Sekret von *E. abdominale* unterscheidet sich nicht von dem des *E. minutum*, während die beiden Arten *E. alpinum* und *E. longipenne* eine zusätzliche, nicht identifizierte Sekretkomponente aufweisen.

III. Untersuchungen zur Funktion der Drüse

Ein kurzer Überblick über die Funktionen von exocrinen Komplexdrüsen bei Insekten macht deutlich, daß die Lebensweise einer Art in sehr engem Zusammenhang mit der Funktion einer vorhandenen Komplexdrüse steht. Daher wird im Hinblick auf potentielle Funktionen der Sternaldrüse von *E. minutum* zunächst die Biologie dieser Käferart untersucht.

1. Biologie von *Eusphalerum minutum*

Arten der Gattung *Eusphalerum* leben in Blüten, in denen sie sich Darmuntersuchungen zufolge hauptsächlich von Pollen, aber auch von chlorophyllhaltigen Pflanzenteilen ernähren. Außerdem konnten sie bei der Aufnahme von Nektar beobachtet werden. Das Futterpflanzenspektrum einzelner Arten ist sehr verschieden und läßt keine Regelmäßigkeit erkennen (Abb. 8). Die Art *E. minutum* lebt vornehmlich in *Ranunculus*-blüten, in denen man sie in tageszeitabhängig unterschiedlicher Häufigkeit antreffen kann. Zeitweise sind mehrere Dutzend (maximal 75 Tiere) in einer Blüte versammelt, was den Eindruck einer aktiv gebildeten Aggregation erweckt. Beobachtungen zum Sexualverhalten weisen auf ein Sexualpheromon hin, das von Weibchen abgegeben wird und auf art eigene Männchen stimulierend wirkt. Die Kopulation und begleitende Verhaltensweisen werden genau beschrieben.

Als Abschluß dieser biologischen Untersuchung lassen sich nun die möglichen Funktionen der komplexen Sternaldrüse von *E. minutum* formulieren. Es ist denkbar, daß die Drüse ein

- a. Sexualpheromon
 - b. Aggregationspheromon
 - c. Dispersions-(Alarm-)pheromon produziert.
- Außerdem kann die Drüse zur Abwehr von
- d. Prädatoren
 - e. Nahrungskonkurrenten eingesetzt werden.
- Ziel des folgenden Teils der Arbeit ist die Bestimmung und Beschreibung der Funktion(en) der Sternaldrüse.

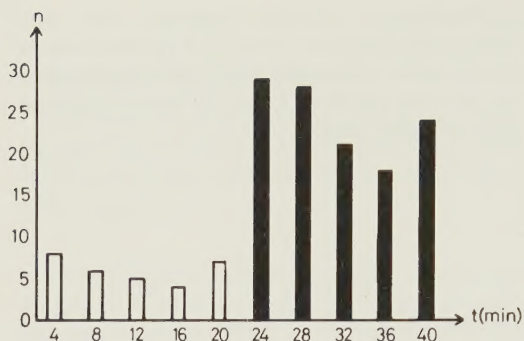
Quantitative Sekretbestimmung: Aus einer Sternaldrüse konnten etwa 0,13 μ g Sekret extrahiert werden, wobei die beiden Hauptkomponenten zu etwa gleichen Teilen im Sternaldrüsensekret enthalten sind.

	<i>E. alpinum</i> Heer	<i>E. anale</i> Er.	<i>E. longipenne</i> Er.	<i>E. stramineum</i> Kr.	<i>E. primulae</i> Steph.	<i>E. minutum</i> L.	<i>E. abdominale</i> Grav.	<i>E. signatum</i> Maerk.	<i>E. limbatum</i> Er.	<i>E. rectangulum</i> Fauv.	<i>E. sorbi</i> Gyllh.	<i>E. torquatum</i> Marsh.	<i>E. atrum</i> Heer	<i>E. florale</i> Pz.
<i>Ranunculus acer</i>	3		3			23				3				
<i>R. repens</i>	3		3			23						3	3	
<i>Caltha palustris</i>						13							2	
<i>Anemone spec.</i>					1									1
<i>Cardamine pratensis</i>							3							
<i>Prunus spinosa</i>			3	1			23	3	1		3		1	1
<i>Cerasus avium</i>			3	1			23	23			23	2		
<i>Crataegus monogyna</i>		1	1	1					1	1		1	1	
<i>Sorothamnus scoparius</i>										3		13		
<i>Lathraea squamaria</i>													1	
<i>Sorbus aucuparia</i>	1	1												
<i>Rubus spec.</i>			3											
<i>Hieracium spec.</i>			3											
<i>Chrysanthemum leucanthem.</i>			3											
<i>Solidago spec.</i>	1													
<i>Knautia arvensis</i>			3											
<i>Oxalis spec.</i>									3					
<i>Primula elatior</i>	1			13					1					13
<i>P. veris</i>				3										3
<i>Crepis spec.</i>			3		3									
<i>Viburnum opulus</i>		1	3					3		3	3	1		
<i>Pulmonaria spec.</i>					13									13
<i>Alnus spec.</i>						2			1	1		1		
<i>Vicia spec.</i>								2						
<i>Rhododendron spec.</i>	1													
<i>Anthriscus sylvestris</i>										3	1			
<i>Pimpinella major</i>										3				
<i>Aruncus sylvester</i>	3	3												

8. Tabellarische Übersicht über die Pflanzen, in deren Blüten die verschiedenen Arten der Gattung *Eusphalerum* festgestellt wurden. Keine der Arten zeigt eine ausgeprägte Bindung an eine bestimmte Pflanzenart oder -familie. 1 = Angaben nach Horion [64]; 2 = Angaben nach Singer [135]; 3 = eigene Beobachtungen.

2. Zum Sexualverhalten

Nachweis eines Sexualpheromons bei weiblichen Käfern: Die Weibchen von *E. minutum* produzieren ein Sexualpheromon. Der im Duftstrom des Olfaktometers transportierte Duft der Weib-



9. Zum Nachweis eines Sexualpheromons bei weiblichen *E. minutum* im Olfaktometer. Die Anzahl der »spontanen« Kopulationsversuche der Männchen untereinander (offene Säulen) erhöht sich signifikant bei Wahrnehmung des weiblichen Sexualpheromons (schwarze Säulen).

	K+H	K	H	T+A	A	S8	GD	G	K ₀
+	17	32	30	30	12	0	0	0	0
0	0	5	7	6	1	8	8	0	40
-	0	4	2	1	0	53	2	10	0
n	17	41	39	37	13	61	10	10	40

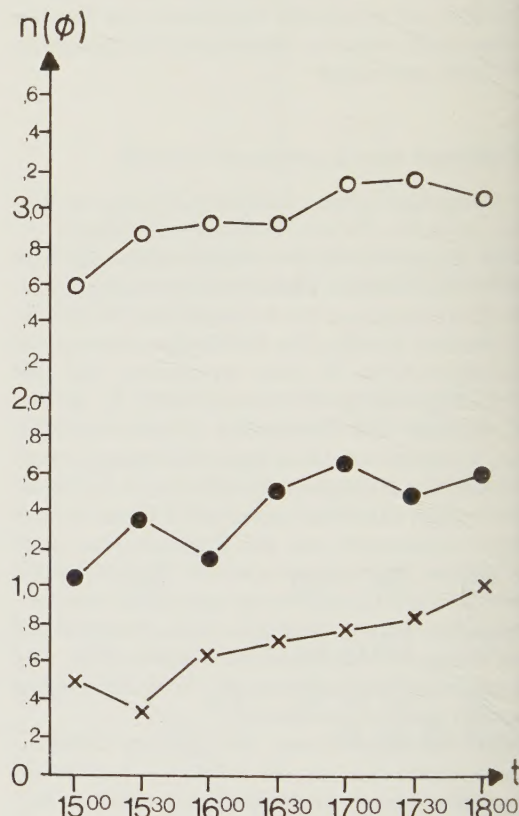
10. Attraktivität weiblicher Körperabschnitte von *E. minutum* die nicht erregten Männchen in Freilandversuchen geboten wurden. Die Männchen wenden sich zu und folgen (+), sie beachten das Objekt nach kurzer Prüfung nicht weiter (0) oder wenden sich ab (-). K = Kopf; H = Halsschild (Prothorax); T = Meso-Metathorax mit Elytren; A = Abdomen; S8 = Sternit 8 mit Sternaldrüse; GD = Anhangdrüse im Anschluß an die Receptacula seminis; G = Thoraxgewebe (Muskulatur und Darmteile); K₀ = Nullkontrolle mit entsprechend groben Papierstückchen.

Weibchen	Männchen			
	E.m.	E.a.	E.l.	E.r.
<i>E. minutum</i>	+++	o+o	---	ooo
<i>E. alpinum</i>	ooo	+++	---	?
<i>E. longipenne</i>	o-o	o-o	+++	o+o
<i>E. rectangulum</i>	?	?	---	+++

11. Zur Artenspezifität des weiblichen Pheromons nach Freiland- und Olfaktometerdaten. +++ = Kopulation; 0+0 = Aufreiten ohne Ausstülpfen des Aedeagus; 000 = intensives Befühlen; 0-0 = Hinwenden und kurzes Befühlen; --- = keine Reaktion.

chen löst bei den Männchen augenblicklich eine gesteigerte Laufaktivität und eine signifikant ($p < 0.05$) erhöhte Anzahl von Kopulationsversuchen aus (Abb. 9).

Zur Lokalisierung der Quelle des Pheromons: Isolierte weibliche Körperabschnitte wurden in Blüten angesiedelten, nicht erregten Männchen angeboten, die sich dem Objekt entweder erregt zuwendeten, keine Reaktion zeigten oder sich abwendeten und manchmal auch die Blüte verließen. Wie Abb. 10 zeigt, sind alle Teile des weiblichen Körpers attraktiv. Das Pheromon ist demnach auf der gesamten Oberfläche des Weibchens verteilt. Es stammt nicht aus der Sternaldrüse, die, zusammen mit dem 8. Sternit, eine klare Repellent-Reaktion auslöst.



12. Besiedlung (bzw. Wiederbesiedlung) bestimmter Blüten über einen Zeitraum von 3 Stunden. Blüten, die vor Versuchsbeginn besiedelt waren, wurden während des Beobachtungszeitraumes schneller und zahlreicher besiedelt als vorher unbesiedelte Blüten. Die in den weniger attraktiven Blüten ausgelegten Sternaldrüsenreservoirs können die Attraktivität dieser Blüten nicht steigern. ○ = vorher besiedelte Blüten, ● = vorher unbesiedelte Blüten, × = vorher unbesiedelte Blüten mit Sternaldrüsenreservoirs.

Zur Artspezifität des Sexualpheromons: Mit einem geringfügig veränderten Olfaktometer konnte mit Hilfe der Auswertung von Anzahl und Zeitdauer der Kopulationsversuche eine Tabelle zusammengestellt werden, die eine sehr differenzierte Aussage zur Artspezifität verschiedener, in Hahnenfußblüten gemeinsam vorkommender *Eusphalerum*-Arten macht (Abb. 11). Das Sexualpheromon vereint demnach die Funktion eines Kopulationsstimulans mit der eines Arterkennungssignals.

3. Zum Aggregationsverhalten

Das Auftreten der Käfer in den Hahnenfußblüten: Die Besiedlung der Blüten durch *E. minutum* läßt sich allein mit den theoretischen Neyman-Verteilungen (zumeist Typ A) darstellen, während die Poisson-Verteilung und die negative Binomialverteilung nicht zur Beschreibung geeignet sind. Das bedeutet, daß die Käfer Aggregationen bilden, die auf dem Einfluß äußerer Faktoren beruhend passiver Art sind oder als aktive Aggregation durch ein vom Käfer abgegebenes Pheromon hervorgerufen sein können.

Die Wirkung der Sternaldrüse auf das Aggregationsverhalten: Blüten, die vor Versuchsbeginn besiedelt sind (die Käfer werden zum Versuch entfernt), werden schneller und zahlreicher wiederbesiedelt als Blüten, die vor Versuchsbeginn unbesiedelt sind. In diesen weniger attraktiven Blüten ausgelegte Sternaldrüsenpräparate führen nicht zu einer verstärkten Besiedlung dieser Blü-

ten. Die Sternaldrüse produziert folglich kein Aggregationspheromon (Abb. 12).

Die Wirkung anderer Faktoren auf das Aggregationsverhalten: Das Zusammenwirken abiotischer (z. B. Mikroklima) und biotischer (z. B.: Blüteneigenschaften) Einflüsse, die für sich betrachtet bereits einen signifikanten Einfluß erkennen lassen, führt dazu, daß die Blüten für *E. minutum* sehr unterschiedlich attraktiv sind. Die Attraktivität bestimmter Blüten wird durch den positiven Einfluß des Sexpheromons weiblicher Käfer gesteigert, so daß es zu Aggregationen kommt (passive Aggregation).

4. Zum Alarmierungsverhalten

Die Wirkung lebender Käfer: Fressende Käfer, die mit einer Pinzette unter Kontrolle eines Stereomikroskops an einer Extremität (erste Versuchsreihe) oder am Abdomen (zweite Versuchsreihe) festgehalten werden, geben Sternaldrüsensekret ab. Andere in der gleichen Blüte sitzende Käfer flüchten daraufhin zu etwa 5%–25% (Abb. 13).

Die Wirkung der präparierten Sternaldrüse: Sofort nach Freilegung gebotene Sternaldrüsenpräparate lösen bei etwa 55% der Käfer Flucht aus (Abb. 13). Die fluchtauslösende Wirkung gereizter Käfer geht damit von Sternaldrüsensekreten aus, wobei die Stärke der Fluchtreaktion offensichtlich der freigesetzten Sekretmenge proportional ist.

13. Die alarmierende Wirkung eines gereizten Käfers (Käfer an Extremität oder Abdomen gepackt) unter Freilandbedingungen. --- = deutliche Flucht; die Käfer verlassen laufend oder fliegend die Blüte, (–) = Zurückschrecken; die Käfer wenden sich ab, bleiben aber in der Blüte, 0 = die Käfer zeigen keine deutliche Reaktion.

		Weibchen			Männchen		
		0	(–)	---	0	(–)	---
lebender Käfer an Extremität gepackt n = 106/87							
auf	Weibchen	41	1	3	33	3	3
	Männchen	55	4	2	40	5	3
	Summe	96	5	5	73	8	6
lebender Käfer quer am Abdomen gepackt n = 60/58							
auf	Weibchen	16	3	6	19	5	3
	Männchen	18	3	4	18	5	8
	Summe	34	6	10	37	10	11
präparierte Sternaldrüse n = 33/55							
auf	Weibchen	0	1	17	5	14	8
	Männchen	1	2	12	8	8	12
	Summe	1	3	29	13	22	20

Die Reaktion auf synthetische Substanzen: Die alarmierend wirkende Komponente des Sternaldrüsensekretes konnte nicht ermittelt werden. Die auch qualitativ spezifische Fluchtreaktion läßt sich durch die beiden im Sternaldrüsensekret nachgewiesenen Hauptkomponenten trans-Hex-2-en-1-al und 3-Methylbuttersäure, die getrennt und als Substanzgemisch zusammen mit weiteren ähnlichen Substanzen getestet wurden, nicht auslösen.

5. Zur Wehrbiologie

Die Auslöser für die Sekretabgabe: Mit Hilfe entsprechender Indikatorpapiere, mit denen sich die Abgabe des Sternaldrüsensekretes, das als nicht sichtbare Dampf Wolke austritt, sichtbar machen läßt, wurden direkte, mechanische Reize als einzige Auslöser der Sekretabgabe festgestellt. Optische und andere Reize führen nicht zur Sekretabgabe. Ferner lösen nicht natürlich zu erwartende traumatische Stimuli wie Hitze- und Säureeinwirkung eine Abgabe von Sternaldrüsensekret aus.

Zum Abwehrverhalten: Es lassen sich je nach Ort und Stärke des Reizes mehrere unterschiedliche Abwehrverhaltensweisen beobachten. Schwache mechanische Reize lösen Thanatose aus, während stärkere Reize heftige Abwehrbewegungen zur Folge haben. Lange Elytren und das Fehlen einer entsprechend organisierten Abdominalmuskulatur lassen die typische Staphylinidenabwehrstellung mit hoch aufgerichteten Abdomen nicht zu. Der Körper wird, wenn überhaupt, ventral eingekrümmt, wobei die Ventralseite dem angegriffenen Bein zugewandt ist. An hinteren Beinpaaren festgehalten, bestreicht der

Käfer mit seiner Abdomenspitze unter Sekretabgabe die ihn haltende Pinzette. Der Einsatz der Mandibeln als Abwehrmaßnahme wurde nie beobachtet.

Zum Prädatorenspektrum: Einer der wichtigsten, potentiellen Prädatoren ist die Ameisenart *Myrmica laevinodis* (Nylander), ferner sind die Sichelwanze (*Nabis spec.*) und die Krabbenspinne (*Xysticus spec.*) von Bedeutung. Vertebraten und epigäisch jagende Prädatoren werden nicht zu den potentiellen Feinden des Käfers gerechnet, da die in den Blüten lebenden Käfer für sie unerreichbar sind. Die florikole Lebensweise des *E. minutum* erscheint aus dieser Sicht als eine Art »Refugium«. Raubfliegen, Libellen, Netzspinnen und andere Prädatoren fliegender Beute haben offensichtlich für die wenig flugaktiven Käfer eine nur untergeordnete Bedeutung.

Die Prädatoren im einzelnen: Die Repellent-Wirkung der Sternaldrüsensekrete des *E. minutum* ist gegenüber den verschiedenen Prädatoren erstaunlich unterschiedlich. Ameisenarten (*Myrmica laevinodis* (Nylander), *Lasius niger* [L.]), die zu den wichtigsten Prädatoren zählen, werden sehr erfolgreich abgewehrt (Abb. 14 und 15). Versuche mit synthetischen Substanzen zeigen die große Wirksamkeit des im Käfersekret enthaltenen Aldehyds trans-Hex-2-en-1-al. Dagegen besteht gegen die im Gebiet des Käfers ebenfalls zahlreich auftretende Krabbenspinne *Xysticus spec.* keine chemische Abwehrmöglichkeit für den Käfer (Abb. 15). Selbst in höchster Konzentration applizierte Substanzen der Sternaldrüse erreichen nur eine relativ geringe Irritation der Spinnen. Die Sichelwanze *Nabis spec.*, die beutesuchend die von *E. minutum* besiedelten Hahnenfußblüten erreicht, aber aufgrund ihrer Nahrungspräferenz für weichhäutige Beute als Prädator nur eine geringere Bedeutung hat, reagiert meist deutlich auf die vom angegriffenen Käfer abgegebenen Sternaldrüsensekrete. Etwa zwei Drittel der Angriffe der Wanze werden erfolgreich abgewehrt (Abb. 15). Die eher exemplarisch in Betracht gezogenen epigäischen Prädatoren treffen allenfalls auf aus dem Boden schlüpfende Jungkäfer und auf Tiere, die sich zufällig oder zur Eiablage in Bodennähe aufhalten. Die Sternaldrüsensekrete sind gegen die ohnehin kaum bedeutsamen Prädatoren ohne Wirkung (Abb. 15). Eine überraschende Beobachtung war, daß *E. minutum* anscheinend regelmäßig von den Weibchen von *Atrichopogon lucorum* (Diptera: Ceratopogonidae) angegriffen werden, die den Beobachtungen zufolge jedoch nicht sehr erfolgreich zu sein scheint.

Konkurrenten und die Möglichkeit einer chemischen Abwehr: Der in seiner Biologie mit *E.*

WEIBCHEN n = 16/15			
mit Drüse		ohne Drüse	
n=	7, 19 ± 3,038	n=	1,46 ± 0,7432
t=	85, 31 ± 46,6715	t=	16, 6 ± 11,4684

MÄNNCHEN n = 18/13			
mit Drüse		ohne Drüse	
n=	8, 3 ± 4,2565	n=	1, 69 ± 0,7511
t=	87, 7 ± 48,9664	t=	20, 76 ± 8,6232

14. Zur Repellent-Wirkung der Sternaldrüsensekrete auf die Ameisenart *Myrmica laevinodis* (Nylander). Arbeiterinnen wurden an einem eingewöhnten Futterplatz im Freiland Käfer mit freigelegter und ohne Sternaldrüse angeboten. In der jeweils oberen Reihe der Tabelle (n) ist die Anzahl der Angriffe, in der jeweils unteren Reihe (t) die bis zum Abtransport des Käfers verstrichene Zeit in Sekunden angegeben.

15. Übersicht über die Repellent-Wirkung der Sternaldrüse auf diverse Prädatoren.
 + = chemische Abwehr erfolgreich, – = chemische Abwehr nicht erfolgreich, n = Anzahl der Versuche, Freiland = Versuche wurden im Freiland bzw. Labor = Versuche wurden im Labor durchgeführt.

	+	–	n	Freiland	Labor
Myrmica laevinodis (Hymenoptera, Formicidae)	34	0	34	x ¹⁾	
Xysticus spec. (Araneae, Thomisidae)	0	19	19	x	x
Nabis spec. (Heteroptera, Nabidae)	15	10	25		x
Atrichopogon lucorum (Diptera, Ceratopogonidae)	3	0	3	x ²⁾	
Lasius niger (Hymenoptera, Formicidae)	30	0	30	x ¹⁾	
Poecilus cupreus (Coleoptera, Carabidae)	0	10	10		x
Philonthus spec (Coleoptera, Staphylinidae)	0	6	6		x

¹⁾ – Ein Käfer kann erst nach dem 8. Angriff überwältigt werden (cf. Abb. 14).
²⁾ – Das Ergebnis beruht auf Beobachtungen, in denen die Bedeutung der Sternaldrüse nicht experimentell nachgewiesen ist.

minutum weitgehend übereinstimmende Ur-schmetterling *Micropteryx calthella* (L.), der für die exemplarische Untersuchung dieser Wehr-funktion der Sternaldrüse unter den zahlreichen in Hahnenfußblüten lebenden Insekten ausgewählt wurde, tritt mit *E. minutum* assoziiert auf, besiedelt aber aufgrund seiner von *E. minutum* ver-schiedenen Gestalt und Größe nur die äußeren Bereiche der Hahnenfußblüten. Eine aktive che-

mische Abwehr des Urschmetterlings mit Hilfe der Sternaldrüse des Käfers wurde nie beobachtet.
 Im Experiment assoziierte Individuen verschie-dener Arten der Gattung *Eusphalerum* (*E. minu-tum*, *E. longipenne*, *E. alpinum*), die im gleichen Gebiet jedoch gesondert auftreten, setzen ihre Sternaldrüse ebenfalls nicht gegeneinander ein. Die Repellent-Wirkung der Sternaldrüse ist dem-zufolge allein gegen Prädatoren gerichtet.

Diskussion

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Morphologie und Funktion einer neuartigen Komplexdrüse bei dem zur Käferfamilie Staphyli-nidae gehörenden *Eusphalerum minutum* (L.).
 Exocrine Drüsen dieser Art sind bei einer Viel-zahl von Insekten aus verschiedenen Ordnungen bekannt [50]. Sie weisen in ihrer Position und in ihrer Organisation erhebliche Unterschiede auf und sind daher sicher keine homologen Bildun-gen. Andererseits belegen vorhandene Überein-stimmungen die Vorstellung, daß alle exocrinen Komplexdrüsen epidermalen und damit gleichen Ursprungs sind. Ein hypothetischer allgemeiner Entwicklungsweg einer Komplexdrüse [52] geht von einzelstehenden Hautdrüsen aus, die durch Konzentration und Spezialisierung einen Drüsen-komplex bilden. Das diesem Komplex angeglie-derte Reservoir ist eine Bildung der Intersegmen-talhaut, die sich durch zunehmende Invagination und entsprechende Differenzierung zu einem Re-servoir entwickelt. Einzelstehende Hautdrüsen

sind anscheinend bei allen Insekten ausgebildet und werden für *E. minutum* im Rahmen dieser Arbeit belegt. Ihre Funktion wird verschieden beurteilt. Sie sollen an der während der Häutungsvorgänge stattfindenden Neubildung der Kutikula beteiligt sein [159, 160, cf. 90], nach der Häutung aktiv bleiben und Kutikulamaterial nachliefern [90] oder aber ihre Funktion ändern [32] und im Zusammenhang mit der Produktion von Sexual-duftstoffen stehen [92].
 In Übereinstimmung mit anderen Komplexdrü-sen anderer Insekten besteht die Reservoirintima der Sternaldrüse des *E. minutum* aus Endo- und Epikutikula und einer einschichtigen Epidermis, die offensichtlich nicht an der Bildung der Ster-naldrüsensekrete beteiligt ist. Die Drüsenzellen, die einer Sternitprojektion (PST8) oberhalb der Reservoirmündung aufliegen, weisen ein zentra-les Lumen auf, in das die für sezernierende Zellen typischen Mikrovilli [108] hineinragen. Das zen-trale Lumen der Drüsenzellen des Typs 1 der

Sternaldrüse kommuniziert mit einem Sammelbecher, an den sich schließlich das Ausführkanälchen anschließt. Ein Vesikelorganell im Innern des Lumens dieser Zellen fehlt. Übereinstimmende morphologische Details des Sammelbeckers mit dem Vesikelorganell anderer Drüsenzellen, wie auch die Morphogenese des Vesikelorganells [21, 140], legen die Vermutung nahe, daß es sich um homologe Strukturen handelt. Der zweite Drüsentyp der Sternaldrüse stimmt morphologisch mit den Hautdrüsen des Typs A von *E. minutum* und auch von *Tenebrio* (Col.: Tenebrionidae) überein [32, 80].

Die Sternaldrüse des *E. minutum* hat sich als ein einfach gebautes Organ erwiesen, das bei allen Vertretern von nur 2 Staphylinidenunterfamilien, den Omaliinae und den mit ihnen nahe verwandten [24, 69, 79, 114] Proteinae, ausgebildet ist. Übereinstimmungen, die die relative Lage und die Qualität spezieller Merkmale der Sternaldrüse beider Unterfamilien betreffen, belegen ihre Homologie. Im Rahmen einer vergleichenden Betrachtung zahlreicher Merkmale des Sternitvorsprungs PST8 lassen sich mehrere Gattungsgruppen zusammenstellen, die in ihrem Umfang die beiden Unterfamilien wie auch einzelne Tribus der Omaliinae [105, 122] widerspiegeln. Die hierin angedeutete systematische Bedeutung der Sternaldrüse läßt sich exemplarisch am Beispiel der Gattung *Eusphalerum* ausführen. Es wird als konkretes Ergebnis eine von der bisherigen Einteilung in drei Untergattungen [22, 146] abweichende Untergliederung in vier Untergattungen nahegelegt.

Die unterschiedlich hohe Organisationsstufe der bei beiden Unterfamilien verwirklichten Drüsentypen führt im Rahmen der vergleichenden Betrachtung weiterhin zu einer modellartigen Interpretation ihres Entwicklungsweges. Diese Vorstellungen schließen sich an den dargelegten allgemeinen Weg zur Komplexdrüse an, der innerhalb dieser beiden Unterfamilien durch verschiedene Trends fortgeführt ist. Eine der wesentlichen Differenzierungen des durch Invagination der Intersegmentalmembran entstandenen Urreservoirs ist ein Verschlußmechanismus an der Reservoirmündung zur kontrollierten Sekretabgabe, der aus einer querverlaufenden Falte besteht, die sich aus der ventralen Reservoirwand erhebt und gegen die dorsale Intima legt. Damit die Sekrete auch weiterhin in das Reservoir hineingelangen können, müssen die Mündungen der Drüsenzellen vor der Verschlußlamelle liegen. Die Drüsenzellmündungen könnten in die häutigen Reservoirintima vor dem Sternitvorderrand verlagert werden. Eine andere Möglichkeit würde in einer gleichzei-

tigen Ausbildung einer dem PST8 vergleichbaren plattenartigen Erweiterung am Vorderrand des Sternits bestehen. Dies hätte den Vorteil, daß die plattenartige, versteifte Projektion zusätzlich als Widerlager für die Verschlußlamelle dienen könnte. Zudem würden sich Insertionspunkte für eine Reservoirmuskulatur bieten, die zur Öffnung des mit Hilfe der Lamelle fest verschlossenen Reservoirs nötig wäre. Ferner würde der Querschnitt der Mündungsporen konstant bleiben.

In der weiteren Entwicklung könnten sich zwei Zelltypen ($\triangleright A\langle$ und $\triangleright B\langle$) differenziert haben. In ihrer Anordnung sind drei Möglichkeiten gegeben ($\triangleright A$ vor $B\langle$, $\triangleright B$ vor $A\langle$; $\triangleright AB\langle$ in einem gemeinsamen Porenstreifen), die alle bei der Sternaldrüse verwirklicht sind. Die Möglichkeit $\triangleright B$ vor $A\langle$ kennzeichnet die Unterfamilie Proteinae, die beiden verbleibenden Möglichkeiten sind bei der Unterfamilie Omaliinae ausgebildet. Die Anordnung $\triangleright AB\langle$ (in einem gemeinsamen Porenstreifen) muß der plesiomorphe Zustand sein.

Die weitere zum Teil analog verlaufene, anagenetische Differenzierung der Drüse ist durch den Trend zur Lateralisierung gekennzeichnet, der als Beginn einer Entwicklung zur paarig angelegten Drüse gedeutet werden kann, indem die medialen Bereiche der Drüse zugunsten der Lateralbereiche reduziert werden. Die Lateralisierung führt einerseits zur Ausbildung eines Porenfeldes zu beiden Seiten des Porenstreifens (z. B.: bei Vertretern des Tribus Anthophagini/Omaliinae) oder zur Ausbildung einer röhrenförmigen Verlängerung des Porenstreifens (z. B.: bei Vertretern der Eusphalerini, Omaliini und Anthophagini/Omaliinae). Das Porenfeld oder die seitliche röhrenförmige Verlängerung des Porenstreifens nehmen schließlich die Mehrzahl der Drüsenkanälchen auf, so daß die Drüse zunehmend nach lateral verlagert wird. Der der Lateralisierung zugrunde liegende Selektionsvorteil dürfte in der Möglichkeit zur wesentlichen Vergrößerung der Komplexdrüse liegen, die zudem aus dem Zentrum des Körpers verlagert wird, der von unpaaren Großorganen (Darm, Geschlechtsorgane) eingenommen wird. Die Extrapolation dieses Entwicklungstrends $\triangleright$ Lateralisierung $\langle$ führt zur Bildung einer paarig angelegten Drüse mit sekundärem Sammelkanal, wie sie beispielsweise bei Vertretern der Unterfamilie Oxytelinae (Staphylinidae) vorhanden ist [2, 55, 82, 142]. Eine Homologie der Drüsen von Oxytelinae und Omaliinae ist jedoch wegen ihrer verschiedenen relativen Lage und unterschiedlichen Organisation nur schwer vorstellbar. Allerdings beschreibt diese Hypothese erstmalig einen Entwicklungsweg zu einer Komplexdrüse mit sekundärem Sammelkanal.

Die Biologie der Käfer wie auch Vorversuche ließen erwarten, daß die Funktion der Sternaldrüse eng mit dem Abwehrverhalten der Käfer verknüpft ist. Einen weiteren Hinweis haben nicht zuletzt die in der Drüse produzierten Sekrete t-Hex-2-en-1-al und 3-Methylbuttersäure geliefert, die auch bei anderen Arthropoden als »Wehrsekrete« nachgewiesen worden sind [8, 31]. Die Strategie der chemischen Verteidigung mit selbstproduzierten Sekreten ist bei Arthropoden weit verbreitet [4, 42, 44, 50, 125, 154], jedoch bisher nur ungenügend untersucht [38, 39, 40, 41, 44, 45, 54]. In dieser Arbeit wird im Rahmen der Wehrbiologie unter weitgehend natürlichen Bedingungen mit natürlichen Prädatoren gearbeitet. Es wurde eine artenmäßig geringe Anzahl von potentiellen Prädatoren des *E. minutum* gefunden, die ausnahmslos Generalisten sind. Die Anzahl der Prädatoren von Insektenimagines scheint allgemein geringer zu sein als die der weichhäutigen Larven [3, 28, 86]. Zudem stellt die florikole Lebensweise der Eusphaleren eine Art »Refugium« dar, in das nur wenige Prädatoren vordringen. Als wichtigste Prädatoren können Ameisen gelten, die sehr erfolgreich abgewehrt werden. t-Hex-2-en-1-al und 3-Methylbuttersäure, die zusammen in der Sternaldrüse enthalten sind, haben eine starke Repellent-Wirkung speziell auf Ameisen [13, 85]. Andere Prädatoren, die z. T. eine geringere Bedeutung haben, sind durch die Sternaldrüsensekrete weniger stark irritierbar. Zusätzlich zu dieser in unterschiedlichem Maße effektiven Abwehr von Prädatoren wurde erstmals auch die Möglichkeit der Abwehr von Nahrungskonkurrenten beachtet, die jedoch zu keinem positiven Ergebnis führte. Nahrungskonkurrenten werden nicht mit Hilfe der Sternaldrüse vertrieben. Dies entspricht theoretischen Erwägungen, die in einer solchen Abwehr keinen Vorteil für *E. minutum* erkennen lassen.

Eine zweite Funktion der Sternaldrüsensekrete ist die Gefahrenalarmierung (Dispersions-), die

allgemein nur bei subsoziallebenden Insekten beobachtet wird [16, 19, 27, 73, 96, 101, 106, 107, 134]. Anscheinend handelt es sich bei *E. minutum* um den speziellen Fall einer passiv aggregierenden »quasi-sozialen« Art, die ansatzweise über ein Gefahrenalarmsystem verfügt, das die Verteidigungsstrategie gegen die kommunikativ jagenden Ameisenarbeiterinnen vorteilhaft ergänzt. Die alarmierende Wirkung des Sekretes nimmt proportional zur Sekretmenge zu. Die alarmauslösende Komponente des Sternaldrüsensekretes ist unbekannt. Der Aldehyd t-Hex-2-en-1-al, der bei diversen Wanzen der aktive Bestandteil des Alarmstoffes ist [19, 65, 96], entfaltet allein nur eine geringe Alarmwirkung bei *E. minutum*, so daß der Aldehyd ebenso wenig wie die 3-Methylbuttersäure, die auch aus theoretischen Erfordernissen weniger geeignet erscheint [17], nicht den Alarmstoff bildet. Eine Mischung beider Substanzen scheidet ebenfalls aus.

Weitere theoretisch zu erwartende Funktionen der Sternaldrüsensekrete als Sexualpheromon und als Aggregationspheromon waren nicht auszuschließen, nur weil die Sekrete »typische« Wehrsekrete darstellen [cf. 66, 68]. Das bei weiblichen Käfern nachgewiesene Sexualpheromon wird nicht in der Sternaldrüse gebildet, seine Herkunft ist unbekannt. Das Pheromon läßt sich auf der gesamten Kutikula der Weibchen nachweisen und hat nur eine geringe Reichweite [83, cf. 20, 92, 115, 149, 150, 162]. Die Sternaldrüsensekrete entfalten keine aggregationsfördernde Wirkung. Die unter natürlichen Bedingungen nicht zufallsgemäß (Poisson-Verteilung) in Blüten verteilten Käfer, dies ist aufgrund der Inhomogenität in bezug auf Mikroklima (abiotische Faktoren) und Blüteneigenschaften (biotische Faktoren) nicht zu erwarten, bilden passive Aggregationen, an deren Bildung außer den genannten Faktoren vor allem das Sexualpheromon maßgeblichen Einfluß haben dürfte.

Zusammenfassung

1. Eine bisher nicht bekannte, große Komplexdrüse bei einer systematisch interessanten Art der Käferfamilie Staphylinidae wird mit Hilfe verschiedener histologischer Techniken, einschließlich der Elektronenmikroskopie, untersucht. Gas- und dünnschichtchromatographisch werden die beiden Hauptkomponenten des Sekretes der Drüse identifiziert und quantitativ bestimmt.

Schwerpunktmäßig wird schließlich die Funktion der Sternaldrüse mit verschiedenen biologischen und ökologischen Methoden analysiert, wobei die Versuche, soweit dies möglich war, im Freiland durchgeführt wurden.

2. Die Komplexdrüse liegt zwischen dem 7. und 8. Sternit (Sternaldrüse). Sie besteht aus einer An-

sammlung von Drüsenzellen, die sich aus zwei morphologisch klar unterscheidbaren Zelltypen zusammensetzt und aus einem wenig differenzierten, mediangelegenen, unpaaren Reservoir. Die Mündung des Reservoirs wird durch eine querverlaufende Kutikulafaltung verschlossen.

3. Die Funktionsweise des Drüsenorgans wird besprochen, und es wird beschrieben, in welcher Form die abdominale Muskulatur mit der Drüse funktionell verbunden ist. Ein großer Diagonalmuskel, der seitlich an der Reservoirmündung ansetzt, könnte für die Öffnung des Reservoirs zuständig sein, während die übrige Abdominalmuskulatur durch Erhöhung des Hämolympdruckes im Abdomen die Sekrete aus dem Reservoir auspreßt. Eine spezielle Muskulatur um das Reservoir fehlt.

4. Über der Mündung des Reservoirs der Sternaldrüse zwischen 7. und 8. Sternit ist am Vorder- rand des 8. Sternits eine plattenförmige Erweiterung (PST8) ausgebildet. Das Aussehen des PST8 wird ausführlich beschrieben. Alle Kanälchen der beiden Drüsenzelltypen münden in zwei parallel verlaufenden Reihen in PST8. Außerdem sind entlang der Basis von PST8 Poren vorhanden, die möglicherweise einen weiteren Drüsenzelltyp enthalten könnten. An den Seiten des PST8 inseriert je ein Muskel (Diagonalmuskel), der zur Öffnung der Reservoirs dienen könnte. Zudem bildet PST8 das Widerlager für die Kutikulafaltung, die das Reservoir verschließt.

5. Die Sternaldrüse läßt sich bei allen Vertretern der Unterfamilien Omaliinae und Proteinae nachweisen. Andere Unterfamilien der Staphylinidae haben sie nicht. Mit Hilfe des schon erwähnten reichstrukturierten PST8, der zur Vorbereitung für eine vergleichende Übersicht der Drüsentypen auf die konstante Ausbildung seiner Merkmale bei vier Arten ausführlich biometrisch untersucht wurde, wird die systematische Gliederung der Unterfamilien überprüft. Die beiden Unterfamilien sind durch sehr charakteristische Drüsenmerkmale klar zu trennen. Innerhalb der Unterfamilie Omaliinae sind zahlreiche Drüsentypen ausgebildet, die die Tribuseinteilung dieser Unterfamilie recht gut widerspiegeln. Im besonderen Fall der Gattung *Eusphalerum* (Omaliinae) erwies sich PST8 als systematisch-taxonomisch wertvoller Merkmalskomplex.

6. Die Drüse enthält zu gleichen Mengen die Karbonsäure 3-Methylbuttersäure und den Aldehyd trans-Hex-2-en-1-al. Weitere Sekretkomponenten konnten nicht identifiziert werden.

7. Zur Vorbereitung der Untersuchungen zur Funktion der Sternaldrüse wird die bisher völlig unbekannte Biologie des Käfers beschrieben und dabei unter anderem ein Sexualpheromon auf der Kutikula der Weibchen nachgewiesen. Es wirkt artspezifisch und ist nur im Nahbereich des Weibchens wirksam.

8. Von den fünf aufgrund der biologischen Daten des Käfers zusammengestellten, potentiellen Funktionen der Sternaldrüse ließ sich ihr Einsatz als Wehrdrüse unter natürlichen Bedingungen nachweisen, wobei die Effizienz des Organs gegenüber den verschiedenen untersuchten Prädatoren sehr verschieden ist. Ameisen, die in dem begrenzten Feindspektrum der Käferimagines eine wichtige Rolle spielen, werden sehr erfolgreich abgewehrt. Bisher unbekannt war, daß die Fliegenart *Atrichopogon lucorum* räuberisch lebt und *E. minutum* als Beute anzustechen versucht.

9. Die Drüsensekrete werden vor allem durch starke mechanische Auslöser freigesetzt. Die Sekretabgabe wird von einem auslöserspezifischen Wehrverhalten begleitet.

10. Das Sekret der Käfer veranlaßt je nach Art der mechanischen Reizung bis zu 25% der in der unmittelbaren Nachbarschaft des gereizten Käfers sitzende Artgenossen dazu, die Blüte fluchtartig zu verlassen. Mit einer herauspräparierten Drüse läßt sich der Prozentsatz der flüchtenden Käfer auf bis zu 55% steigern. Das Drüsensekret hat damit eine, wenn auch geringe, Alarmwirkung. Die wirksame Komponente des Sekretes ist hierbei weder die identifizierte Säure noch der Aldehyd.

11. Andere potentielle Funktionen der Komplexdrüse ließen sich ausschließen. So wird das nachgewiesene Sexualpheromon nicht in der Drüse produziert. Die Herkunft des über den gesamten Körper verteilten Pheromons ist unbekannt. Auch eine aggregationsfördernde Wirkung des Sekretes kann aufgrund der Freilandversuche ausgeschlossen werden. Ebenso ließ sich nicht nachweisen, daß die Drüse bei der Behauptung der Nahrungsquelle gegen Konkurrenten eingesetzt wird.

Literatur

1. AROU-DONIA, S. A., L. J. FISH und G. PATTENDEN, 1971. Iridodial from the Odoriferous Glands of *Staphylinus olens* (Coleoptera: Staphylinidae). *Tetrahedron Lett.*, 43, 4037–4038. — 2. ARAUJO, J., 1973. Morphologie et histologie de la glande pygidiale défensive de *Bledius spectabilis* Kr. (Staphylinidae: Oxytelinae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 276, 2713–2716. — 3. AUERSCH, O., 1953. Natürliche Feinde des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) auf Grund eigener Beobachtungen. *Wiss. Martin Luther Univ. Halle-Wittenberg, Math.-Naturwiss. Reihe*, 2, 369–375. — 4. BEARD, R. L., 1962. Insect Toxins and Venoms. *Annu. Rev. Entomol.*, 8, 1–18. — 5. BELLAS, T. E., W. V. BROWN und B. P. MOORE, 1974. The Alkaloid Actinidine and Plausible Precursors in Defensive Secretions of Rove Beetles. *J. Insect. Physiol.*, 20, 277–280. — 6. BERGER, D., 1968. Wehrstoffe des Spreitungsschwimmers *Stenus bipunctatus*. *Diss.*, Heidelberg. — 7. BERNAUER, M. und K. SCHUBERT, 1910. Coleopterum Catalogus pars 19: Staphylinidae I, 1–86. — 8. BEROZA, M. (Hrsg.), 1970. Chemicals Controlling Insect Behavior. NY, London. — 9. BEVAN, C. W. L., A. J. BIRCH und H. CASWELL, 1961. Insect Repellent from Black Cocktail Ants. *J. chem. Soc.*, pp 488. — 10. BLACKWELDER, R. E., 1936. Morphologie of the Coleopterous Family Staphylinidae. *Smithson. Misc. Collect.*, 94, 1–102. — 11. BLAIR, K. G., 1937. Midges Attacking Meloe Beetles. *Entomol. Mon. Mag.*, 73, 143. — 12. BLUM, J., 1976. Vergleichende funktionsmorphologische, anatomische und ethologische Untersuchungen zur Kurzlebigkeit und Abdomenbeweglichkeit der Staphylinidae. *Diss. Freiburg*. — 13. BLUM, M. S., 1964. Insect Defensive Secretions: Hex-2-en-1-al in *Pelmatosilpha* (Blattaria) and its Repellent Value under Natural Conditions. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 57, 600–602. — 14. BLUM, M. S., R. M. CREVE, J. H. SUDD und A. W. GARRISON, 1969. Hexenal: Isolation and Function in a Crematogaster (Atopogynae) sp. *J. Entomol. Soc.*, 4, 145–148. — 15. BLUM, M. S., R. M. CREVE und J. M. PASIENSIS, 1971. Defensive Secretion of *Leomechusa strumosa*, a Myrmecophilous Beetle. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 64, 975–976. — 16. BLUM, M. S., 1977. Insect Pheromones. *American Chemical Society Symposium Series*, 37, (Pesticide chemistry in the 20th-Century [Nr. 12]), 209–236. — 17. BOSSERT, W. H. und E. O. WILSON, 1963. The Analysis of Olfactory Communication among Animals. *J. Theor. Biol.*, 5, 443–469. — 18. BRAND, J. M., M. S. BLUM, H. M. FALES und J. M. PASTELS, 1973. The Chemistry of the Defensive Secretion of the Beetle *Drusilla canaliculata*. *J. Insect Physiol.*, 19, 369–382. — 19. CALAM, D. H. und A. YOUNDEWEI, 1968. Identification and Functions of Secretion from the Posterior Scent Gland of Fifth Instar Larva of the Bug *Dysdercus intermedius*. *J. Insect Physiol.*, 14, 1147–1158. — 20. CARLSON, D. A., M. S. MAYER, D. L. SILHACEK, J. D. JAMES, M. BEROZA und B. A. BIERL, 1971. Sex Attractant Pheromone of the House Fly: Isolation, Identification, and Synthesis. *Science* (Wash. D. C.), 174, 76–78. — 21. CASSIER, P., 1977. La différenciation imaginale du tegument chez le criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria* Forsk.. IV. Les étapes de la morphogénèse des unités glandulaires. *Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp.*, 3, 145–161. — 22. COIFFAIT, H., 1959. Les Eusphalerum (Anthobium Auct.) de France et des régions voisines. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 94, 213–252. — 23. CROSSLEY, A. C. und D. F. WATERHOUSE, 1969. The Ultrastructure of the Osmeterium and the Nature of its Secretion in Papilio Larvae (Lepidoptera). *Tissue Cell.*, 1, 525–554. — 24. CROWSON, R. A., 1950. The Classification of the Families of British Coleoptera (Superfamily 3: Staphylinoidae). *Entomol. Mon. Mag.*, 86, 274–288. — 25. CROWSON, R. A., 1955. The Natural Classification of the Families of Coleoptera. *London*, pp 187. — 26. CROWSON, R. A., 1960. The Phylogenie of Coleoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 5, 111–134. — 27. DAHL, M. L., 1971. Über einen Schreckstoff bei Aphiden. *Dtsch. Entomol. Z.*, NF 18, 121–128. — 28. DANTHANAYANA, W., 1967. Population Dynamics of the Weevil *Sitona regensteinensis* (HBST) on Broom. *J. Anim. Ecol.*, 38, 1–18. — 29. DAVIES, M. J., 1953. The Contents of Crops of some British Carabid Beetles. *Entomol. Mon. Mag.*, 89, 18–23. — 30. DAVIES, M., 1959. A Contribution to the Ecology of Species of *Nothophilus* and Allied Genera (Col., Carabidae). *Entomol. Mon. Mag.*, 95, 26–28. — 31. DAZZINI, M. und P. V. FINZI, 1974. Chemically Known Constituents of Arthropods Defensive Secretions. *Mem. Acad. Nat. Lincei, Ser. 8, Vol. 12*. — 32. DELACHAMBRE, J., 1973. L'ultrastructure des glandes dermiques de *Tenebrio molitor* L. (Insecta, Coleoptera). *Tissue Cell*, 5, 243–257. — 33. DIEHL, J. M. und H. U. KOHR, 1975. Statistische Tests. *Methoden in der Psychologie*, Bd. 3. — 34. DIERCKX, F., 1899. Les glandes pygidiennes des Staphylinides et Cicindelides. *Zool. Anz.*, 22, 311–315. — 35. DIERCKX, F., 1901. Les glandes pygidiennes des Coleoptères, Carabides, Pausides, Cicindelides, Staphylinides. *Cellule*, 18, 253–310. — 36. EDWARDS, F. W., 1923. New and Old Observations on Ceratopogonine Midges Attacking other Insects. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 17, 19–29. — 37. EGHEDAR, E., 1970. Zur Biologie und Ökologie der Staphyliniden *Philonthus fuscipennis* Mannh. und *Oxytelus rugosus* Grav. *Pedobiologia*, 10, 169–179. — 38. EISNER, T., 1958. The Protective Role of the Spray Mechanism of the Bombardier Beetle *Brachynus ballistarius* Lec. *J. Insect Physiol.*, 2, 215–220. — 39. EISNER, T., 1960. Defense Mechanisms of Arthropods—II The Chemical and Mechanical Weapons of an Earwig. *Psyche*, 67, 62–70. — 40. EISNER, T., 1965. Defensives Spray of a Phasmid Insect. *Science*, 148, 966–968. — 41. EISNER, T., 1966. Beetle's Spray Discourages Predators. *Nat. Hist.*, 75 (2), 2–47. — 42. EISNER, T., 1970. Chemical Defense against Predation in Arthropods. In: *Sonthheimer, E.: Chemical Ecology* Kap. 8., 157–217 New York London 1970. — 43. EISNER, T., F. MCHENRY und M. M. SALPETER, 1964. Defense mechanisms of Arthropods XV. Morphologie of the Quinone-Producing Glands of a Tenebrionid Beetle (*Eleodes longicollis* Lec.). *J. Morphol.*, 115, 355–399. — 44. EISNER, T. und J. MEINWALD, 1966. Defensive Secretions of Arthropods. Insects Millipedes and some of their Relatives, Discharge Noxious Secretions that Repel Predators. *Science* (Wash. D. C.), 153, 1341–1350. — 45. EISNER, T., J. MEINWALD, A. MONRO und R. GENT, 1961. Defense Mechanisms of Arthropods—I. The Composition and Funktion of the Spray of the Wipsorpion (Arachnida, Pedipulpa), *Magistoproctus giganteus* Lucas. *J. Insect Physiol.*, 6, 272–298. — 46. EKBLOM, T., 1926. Morphological and Biological Studies of Swedish Families of Hemiptera Heteroptera. Part I. The Families Saldidae, Nabidae, Lygaeidae, Hydrometridae, Velidae and Gerridae. *Zoll. Bidr. Upps.*, 10, 31–180. — 47. EVANS, M. E. G., 1965. A Comparative Account of the Feeding Methods of the Beetles *Nebria brevicollis* F. (Carabidae) and *Philonthus decorus* Grav. (Staphylinidae). *Trans. R. Soc. Edinb.*, 66, 91–109. — 48. FISH, L. J., und G. PATTENDEN, 1975. Iridodial and a New Alkanone, 4-Methylhexan-3-one, in the Defensive Secretions of the Beetle *Staphylinus olens*. *J. Insect Physiol.*, 21, 741–744. — 49. FUCHS, G.-V., 1974. Die Gewinnung von Pollen und Nektar bei Käfern. *Nat. Mus.*, 104, 45–54. — 50. GRASSE, P. P., 1975. Die Hautdrüsen der Insekten (orig. franz.). *Traite de Zoologie – Anatomie, Systematique, Biologie*, Bd. 8, fasc. 3, 199–320. — 51. HAMMOND, P. M., 1971. The Systematic Position of Brathinus Leconte and Caminoleum Lewis (Coleoptera: Staphylinidae). *J. Entomol. Ser. B. Taxon. Syst.*, 40, 63–70. — 52. HÄNEL, K., 1935. Mitteilung über die Kopula von *E. anale*. *Entomol. Bl. Biol. Syst. Käfer*, 31, 75. — 53. HANSEN, V., 1951. Røvbiller 1 Del. (Staphylinidae 1. Teil). *Danmarks Fauna* Bd. 57, Abt. Biller Nr. XV København pp 274. — 54. HAPF, G. M. und T. EISNER, 1961. Hemorrhage in a Coccinellid Beetle and its Repellent Effect on Ants. *Science*, 134, 329–331. — 55. HAPF, G. M. und CH. M. HAPF, 1973. Fine Structure of the Pygidial Glands of *Bledius mandibularis* (Coleoptera: Staphylinidae). *Tissue Cell*, 5, 215–231. — 56. HASENSTEIN, B., 1951. Über die Wahrnehmung der Bewegung von Figuren und unregelmäßigen Helligkeitsmustern. Nach Verhaltensphysiologischen Untersuchungen an dem Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*. *Z. Vergl. Physiol.*, 40, 556–592. — 57. HATCH, M. H., 1957. The Beetles of the Pacific Northwest Part II: Staphyliniformia. *Univ. Wash. Publ. Biol.*, 16, 44–55. — 58. HAVELKA, P., 1979. *Atrichopogon lucorum* (Meigen 1918) (Diptera, Ceratopogonidae) – Ein neuer temporärer canthariphiler Ektoparasit am Ölkäfer *Meloe violaceus* Mrsh. (Coleoptera, Meloidae). *Z. Arbeitsgem. Oesterr. Entomol.*, 30, 117–119. — 59. HENNIG, W., 1969. Die Stammesgeschichte der Insekten. *Kramer Frankfurt*. — 60. HERMAN, L. H. jr., 1970. Phylogeny and Reclassification of the Genera of the Rove-Beetle Subfamily Oxytelinae of the World (Coleoptera, Staphylinidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 142, 345–454. — 61. HEYDEMANN, B., 1955. Zur Systematik und Ökologie von *Pterostichus cupreus* und *coeruleus* (Coleoptera, Carabidae). *Bonn. Zool. Beitr.*, 6, 235–239. — 62. HOBBS, B. M., 1940. Spiders and their Prey. *Entomol. Mon. Mag.*, 76, 258–260. — 63. HORION, A., 1949. Käferkunde für Naturfreunde. *Frankfurt*. — 64. HORION, A., 1963. Faunistik der mitteleuropäischen Käfer. Bd. 9 Staphylinidae I. Teil Mikropeelinae bis Euaesthetinae. *Überlingen/Bodensee* 1963. 65. ISHIWATARI, T., 1974. Studies on the Scent of Stink Bugs (Hemiptera, Pentatomidae) I. Alarm Pheromone Activity. *Appl. Entomol.*

Zool., 9, 153–158. — **66.** ISHIWATARI, T., 1976. Studies on the Scent of Stink Bugs (Hemiptera, Pentatomidae) II. Aggregation Pheromone Activity. Appl. Entomol. Zool., 11, 38–44. — **67.** JACOBS, W. und M. RENNER, 1974. Taschenlexikon zur Biologie der Insekten. G. Fischer Stuttgart. pp 635. — **68.** JACOBSON, M., CH. LILLY und CH. HARDING, 1968. Sex Attractant of Sugar Beet Wireworm: Identification and Biological Activity. Science, 159, 208–210. — **69.** JEANNEL, R. und J. JARRIGE, 1949. Coléoptères Staphylinides. Arch. Zool. Exp. Gen., 56, 255–392. — **70.** JENKINS, M. F., 1957. The Morphologie and Anatomy of the Pygidial Glands of *Dianthus coeruleus* Gyllenhal (Coleoptera, Staphylinidae). Proc. R. Entomol. Soc. Lond. Ser. A Gen. Entomol., 32, 159–167. — **71.** JORDAN, K. H. CHR., 1913. Zur Morphologie und Biologie der myrmecophilen Gattungen *Lo-mechusa* und *Atemeles* und einiger verwandter Formen. Z. Wiss. Zool., 107, 346–386. — **72.** JORDAN, K. H. CHR., 1962. Landwanzen. Wittenberg Lutherstadt (Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 294). — **73.** KÄLIN, M. und M. BARRETT, 1975. Observations on the Anatomy, Histology, Release Site, and Function of Brindley's Glands in the Blood-Sucking Bug *Rhodnius prolixus* (Heteroptera, Reduviidae). Ann. Entomol. Soc. Am., 68, 126–133. — **74.** KANEHISA, K. und M. MURASE, 1977. Comparative Study of the Pygidial Defensive Systems of Carabid Beetles. Appl. Entomol. Zool., 12, 225–235. — **75.** KANEHISA, K., 1978. Comparative Study of the Abdominal Defensive Systems in Tenebrionid Beetles. Ber. Ohara. Inst. Landwirtschaft. Biol. Okayama Univ. 17, 47–55. — **76.** KANEHISA, K. und T. SHIRAGA, 1978. Morphological Study of the Pygidial Defensive Systems in Carabid Beetles. Ber. Ohara. Inst. Landwirtschaft. Biol. Okayama Univ., 17, 83–94. — **77.** KARLSON, P. und M. LÜSCHER, 1959. Pheromone. Ein Nomenklaturvorschlag für eine Wirkstoffklasse. Naturwissenschaften, 46, 63–64. — **78.** KAUFMANN, T., 1965. Observations on Some Factors which Influence Aggregation by *Blaps sulcata* (Coleoptera, Tenebrionidae) in Israel. Ann. Entomol. Soc. Am., 51, 660–664. — **79.** KEMNER, N. A., 1925. Zur Kenntnis der Staphyliniden-Larven. I. Die Larven der Tribus Proteini-ni und Diglossini. Entomol. Tidskr., 46, 61–77. — **80.** KENDALL, D. A., 1972. The Dermal Glands of some Adult Beetles. J. Entomol. Soc. A. Gen. Entomol., 46, 153–159. — **81.** KISTNER, D. H. und M. S. BLUM, 1971. Alarm Pheromone of *Lasius* (Dendrolasius) *spatheus* (Hymenoptera, Formicidae) and its Possible Mimicry by Two Species of Pella (Coleoptera, Staphylinidae). Ann. Entomol. Soc. Am., 64, 589–593. — **82.** KLINGER, R., 1974. Vergleichend morphologisch-histologische Untersuchungen an Staphylinidenwehrrüsen. Diplomarbeit Frankfurt. — **83.** KLINGER, R., 1978. Ein artspezifisches Sexualpheromon auf der Cuticula der Weibchen von *Eusphalerum minutum* L. Naturwissenschaften, 65, 597. — **84.** KLINGER R. und U. MASCHWITZ, 1977. The Defensive Gland of Omaliinae (Coleoptera, Staphylinidae) I. Gross Morphology of the Gland and Identification of the Scent of *Eusphalerum longipenne* Erikson. J. Chem. Ecol., 3, 401–410. — **85.** KOLBE, W. und M. G. PROSKE, 1973. Iso-Valeriansäure im Abwehrsekret von *Zyras humeralis* Grav. Entomol. Biol. Syst. Kaefer, 69, 57–60. — **86.** KOSIOR, A., 1975. Biology, Ecology, and Economic Importance of Cassids (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) of the Ojcow National Park (Poland). Acta Zool. Cracov, 20, 251–392. — **87.** KRAATZ, G., 1857. Naturgeschichte der Insekten Deutschlands I. Abt. Coleoptera II pp 1003. — **88.** KUHN, C., E. SCHNEFF und H. SCHILDNECHT, 1972. Über Arthropoden-Abwehrstoffe LVIII. Zur Feinstruktur der Pygidialdrüsen des Gelbrandkäfers (*Dytiscus marginalis* L., Dytiscidae, Coleoptera). Z. Zellforsch., 132, 563–576. — **89.** KULLENBERG, B., 1941. Über die Fangmethoden der Nabiden (Heteroptera). Zool. Anz., 135, 204–209. — **90.** LAI-FOOK, J., 1970. The Fine Structure of Developing Type-B Dermal Glands in *Rhodnius prolixus*. Tissue Cell, 2, 119–138. — **91.** LALANNE-CASSOU, B., J. PERCY und J. A. MACDONALD, 1977. Ultrastructure of Sex Pheromone Gland Cells in *Lobesia botrana* Den & Schiff (Lepidoptera, Olethreutidae). Can. J. Zool., 55, 672–680. — **92.** LAWRENCE, P. A. und B. W. STADON, 1975. Peculiarities of the Epidermal Gland System of the Cotton Stainer *Dysdercus fasciatus* Signoret (Heteroptera: Pyrrhocoridae). J. Entomol. Ser. A Gen. Entomol., 49, 121–130. — **93.** LECONTE, J. L., 1861. New Species of Coleoptera Inhabiting the Pacific District of the United States. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila., 13, 338–359. — **94.** LEGNER, E. F. und G. S. OLTON, 1969. Migration of *Hippelates colusor* larvae from Moisture and Trophic Stimuli and Their Encounter by *Irrybiographa* Parasites. Ann. Entomol. Soc. Am., 62, 136–141. — **95.** LEGNER, E. F., I. MOORE und R. A. MEDVED, 1971. Observations on Predation of *Hippelates colusor* and Distribution in Southern California of Associated Fauna. J. Econ. Entomol., 64, 461–468. — **96.** LEVINSON, H. Z. und A. R. BARILAN, 1971. Assembling and Alerting Scents Produced by the Bedbug *Cimex lectularius* L. Experientia, Basel, 27, 102–103. — **97.** LOHSE, G. A., 1964. 23. Familie Staphylinidae in: Freude, Harde, Lohse, Die Käfer Mitteleuropas. Bd. 4, Staphylinidae. — **98.** LYNES, A., 1964. The Analysis of Straight-Chain (n-Ci-Co) Carboxylic Acids by a Thin-layer Chromatographic Method. J. Chromatogr., 15, 108–110. — **99.** MARTIN, N., 1977. Glandes dermiques chez deux Coléoptères cavernicoles (Catopidae). Int. J. Insect. Morphol. Embryol., 6, 179–189. — **100.** MASCHWITZ, U., 1964. Gefahrenalarmstoffe und Gefahrenalarmierung bei sozialen Hymenopteren. Z. vergl. Physiol., 47, 596–655. — **101.** MASCHWITZ, U. und CH. GUTMANN, 1979. Spur- und Alarmstoffe bei der gefleckten Brutwanze *Elasmucha grisea* (Heteroptera, Acanthosomidae). Insectes Sociaux, 26, 101–111. — **102.** MERTENS, J. und R. BOURGOIGNIE, 1977. Aggregation Pheromone in *Hypogastura viatica* (Collembola). Behav. Ecol. Sociobiol., 2, 41–48. — **103.** MICHALK, O., 1931. Zur Technik der Nahrungsaufnahme bei *Troilus luridus* F., (Hemiptera, Heteroptera). Z. Wiss. Insekt. Biol. (Berlin), 26, 138–140. — **104.** MOORE, B. P. und B. E. WALLBANK, 1968. Chemical Composition of the Defensive Secretion in Carabid Beetles and its Importance as a Taxonomic Character. Proc. R. Entomol. Soc. London, B 37, 62–72. — **105.** MOORE, I. und E. F. LEGNER, 1974. Keys to the Genera of the Staphylinidae of America North of Mexico Exclusive of the Aleocharinae (Coleoptera: Staphylinidae). Hilgardia, 42, 548–563. — **106.** NAULT, L. R., T. K. WOOD und A. M. GOFF, 1974. Treehopper (Membracidae) Alarm Pheromones. Nature London, 249, 387–388. — **107.** NAULT, L. R., M. E. MONTGOMERY und W. S. BOWERS, 1976. Ant-Aphid Association: Role of Aphid Alarm Pheromone. Science (Wash. D. C.), 192, 1349–1351. — **108.** NOIROT CH. und A. QUENNEDY, 1974. Fine Structure of Insect Epidermal Glands. Annu. Rev. Entomol., 19, 61–81. — **109.** OSBORN, H., 1918. The Meadow Plant-Bug *Miris dolabratus*. J. Agric. Res. Wash., 15, 175–200. — **110.** PANIĆ, J., 1963. Das Verhalten von Ameisen gegenüber bodenbewohnenden Kleinarthropoden. Pedobiologia, 2, 223–234. — **111.** PASTELS, J. M., 1968a. Le système glandulaire tégumentaire des Aleocharinae (Coleoptera, Staphylinidae), et son évolution chez les espèces termophiles du genre *Termitella*. Arch. Biol., 79, 381–469. — **112.** PASTELS, J. M., 1968b. Les glandes tégumentaires des Staphylins termitophiles (Coleoptera). II. — Les genres *Termitellodes*, *Termella* et *Nasutella* (Aleocharinae, Corotocini, Termitogastrina). Insectes Sociaux, 15, 337–358. — **113.** PASTELS, J. M., 1969. Les glandes tégumentaires des Staphylins termitophiles. III. — Les Aleocharinae des genres *Termitopulus* (Corotocini, Corotocina), *Perinthodes*, *Catalina* (Termitonannini, Perinthina), *Termitusa* (Termitohispitini, Termitusina). Insect Sociaux, 16, 1–26. — **114.** PAULIAN, R., 1941. Les premiers Etats des Staphylinidae. Mem. d. Museum Nat. d'Histoire nat. Tome XV Paris pp 361. — **115.** PESCHKE, K., 1978. The Female Sex Pheromone of the Staphylinid Beetle, *Aleochara curtula*. J. Insect Physiol., 24, 197–272. — **116.** PFEIFFER, W., 1966a. Die Schreckreaktion der Fische und Kaulquappen. Naturwissenschaften, 53, 565–570. — **117.** PFEIFFER, W., 1966b. Die Verbreitung der Schreckreaktion bei Kaulquappen und die Herkunft des Schreckstoffes. Z. vergl. Physiol., 52, 79–98. — **118.** PHILPOTT, A., 1924. On an Abdominal Scent-Organ (?) in Sabatinia and Other Primitive Genera of Lepidoptera. Trans. Entomol. Soc. Lond., 457–461. — **119.** PIRNGRUBER, O., 1940. Blütenökologische Untersuchungen über einige Falter der Gattung *Micropteryx*. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 90–91, 129–220. — **120.** POTN, A. J., 1961. The Prey of *Lasius niger* (L.) and *L. flavus* (F.) (Hym., Formicidae). Entomol. Mon. Mag., 97, 135–137. — **121.** POOLE, R. W., 1974. An Introduction to Quantitative Ecology. Tokyo, pp 102–104. — **122.** PORTVIN, G., 1929. Histoire naturelle des Coléoptères de France Tome I. Adephaga, Polaphaga: Staphylinodea. Ency. Entomol. Paris Ser. A 12 pp 649. — **123.** QUENNEDY, A., 1971. Les glandes exocrines des termites. I. Etude histochemique et ultrastructurale de la glande sternale de *Kalotermes flavicollis* Fab. (Isoptera, Kalotermitidae). Z. Zellforsch., 121, 27–47. — **124.** RATHMAYER, W., 1962. Methylmetacrylat als Einbettungsmedium für Insekten. Experientia, 18, 47–48. — **125.** ROTH, L. M. und T. EISNER, 1962. Chemical Defences of Arthropods. Annu. Rev. Entomol., 7, 107–136. — **126.** SACHS, L., 1973. Angewandte Statistik. Planung und Auswertung, Methoden und Modelle. 4. Aufl. Berlin, Heidelberg, New York. — **127.** SCHEERPELTZ, O., 1927. Ein Staphylinide als Blütschädling (Col.). (2. Beitrag zur Kenntnis der Biologie der Staphyliniden). Koleopterol. Rundsch., 13, 1–9. — **128.** SCHEERPELTZ, O., 1933. Bearbeitung der Staphylinidae im

mol., 64, 461–468. — **96.** LEVINSON, H. Z. und A. R. BARILAN, 1971. Assembling and Alerting Scents Produced by the Bedbug *Cimex lectularius* L. Experientia, Basel, 27, 102–103. — **97.** LOHSE, G. A., 1964. 23. Familie Staphylinidae in: Freude, Harde, Lohse, Die Käfer Mitteleuropas. Bd. 4, Staphylinidae. — **98.** LYNES, A., 1964. The Analysis of Straight-Chain (n-Ci-Co) Carboxylic Acids by a Thin-layer Chromatographic Method. J. Chromatogr., 15, 108–110. — **99.** MARTIN, N., 1977. Glandes dermiques chez deux Coléoptères cavernicoles (Catopidae). Int. J. Insect. Morphol. Embryol., 6, 179–189. — **100.** MASCHWITZ, U., 1964. Gefahrenalarmstoffe und Gefahrenalarmierung bei sozialen Hymenopteren. Z. vergl. Physiol., 47, 596–655. — **101.** MASCHWITZ, U. und CH. GUTMANN, 1979. Spur- und Alarmstoffe bei der gefleckten Brutwanze *Elasmucha grisea* (Heteroptera, Acanthosomidae). Insectes Sociaux, 26, 101–111. — **102.** MERTENS, J. und R. BOURGOIGNIE, 1977. Aggregation Pheromone in *Hypogastura viatica* (Collembola). Behav. Ecol. Sociobiol., 2, 41–48. — **103.** MICHALK, O., 1931. Zur Technik der Nahrungsaufnahme bei *Troilus luridus* F., (Hemiptera, Heteroptera). Z. Wiss. Insekt. Biol. (Berlin), 26, 138–140. — **104.** MOORE, B. P. und B. E. WALLBANK, 1968. Chemical Composition of the Defensive Secretion in Carabid Beetles and its Importance as a Taxonomic Character. Proc. R. Entomol. Soc. London, B 37, 62–72. — **105.** MOORE, I. und E. F. LEGNER, 1974. Keys to the Genera of the Staphylinidae of America North of Mexico Exclusive of the Aleocharinae (Coleoptera: Staphylinidae). Hilgardia, 42, 548–563. — **106.** NAULT, L. R., T. K. WOOD und A. M. GOFF, 1974. Treehopper (Membracidae) Alarm Pheromones. Nature London, 249, 387–388. — **107.** NAULT, L. R., M. E. MONTGOMERY und W. S. BOWERS, 1976. Ant-Aphid Association: Role of Aphid Alarm Pheromone. Science (Wash. D. C.), 192, 1349–1351. — **108.** NOIROT CH. und A. QUENNEDY, 1974. Fine Structure of Insect Epidermal Glands. Annu. Rev. Entomol., 19, 61–81. — **109.** OSBORN, H., 1918. The Meadow Plant-Bug *Miris dolabratus*. J. Agric. Res. Wash., 15, 175–200. — **110.** PANIĆ, J., 1963. Das Verhalten von Ameisen gegenüber bodenbewohnenden Kleinarthropoden. Pedobiologia, 2, 223–234. — **111.** PASTELS, J. M., 1968a. Le système glandulaire tégumentaire des Aleocharinae (Coleoptera, Staphylinidae), et son évolution chez les espèces termophiles du genre *Termitella*. Arch. Biol., 79, 381–469. — **112.** PASTELS, J. M., 1968b. Les glandes tégumentaires des Staphylins termitophiles (Coleoptera). II. — Les genres *Termitellodes*, *Termella* et *Nasutella* (Aleocharinae, Corotocini, Termitogastrina). Insectes Sociaux, 15, 337–358. — **113.** PASTELS, J. M., 1969. Les glandes tégumentaires des Staphylins termitophiles. III. — Les Aleocharinae des genres *Termitopulus* (Corotocini, Corotocina), *Perinthodes*, *Catalina* (Termitonannini, Perinthina), *Termitusa* (Termitohispitini, Termitusina). Insect Sociaux, 16, 1–26. — **114.** PAULIAN, R., 1941. Les premiers Etats des Staphylinidae. Mem. d. Museum Nat. d'Histoire nat. Tome XV Paris pp 361. — **115.** PESCHKE, K., 1978. The Female Sex Pheromone of the Staphylinid Beetle, *Aleochara curtula*. J. Insect Physiol., 24, 197–272. — **116.** PFEIFFER, W., 1966a. Die Schreckreaktion der Fische und Kaulquappen. Naturwissenschaften, 53, 565–570. — **117.** PFEIFFER, W., 1966b. Die Verbreitung der Schreckreaktion bei Kaulquappen und die Herkunft des Schreckstoffes. Z. vergl. Physiol., 52, 79–98. — **118.** PHILPOTT, A., 1924. On an Abdominal Scent-Organ (?) in Sabatinia and Other Primitive Genera of Lepidoptera. Trans. Entomol. Soc. Lond., 457–461. — **119.** PIRNGRUBER, O., 1940. Blütenökologische Untersuchungen über einige Falter der Gattung *Micropteryx*. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 90–91, 129–220. — **120.** POTN, A. J., 1961. The Prey of *Lasius niger* (L.) and *L. flavus* (F.) (Hym., Formicidae). Entomol. Mon. Mag., 97, 135–137. — **121.** POOLE, R. W., 1974. An Introduction to Quantitative Ecology. Tokyo, pp 102–104. — **122.** PORTVIN, G., 1929. Histoire naturelle des Coléoptères de France Tome I. Adephaga, Polaphaga: Staphylinodea. Ency. Entomol. Paris Ser. A 12 pp 649. — **123.** QUENNEDY, A., 1971. Les glandes exocrines des termites. I. Etude histochemique et ultrastructurale de la glande sternale de *Kalotermes flavicollis* Fab. (Isoptera, Kalotermitidae). Z. Zellforsch., 121, 27–47. — **124.** RATHMAYER, W., 1962. Methylmetacrylat als Einbettungsmedium für Insekten. Experientia, 18, 47–48. — **125.** ROTH, L. M. und T. EISNER, 1962. Chemical Defences of Arthropods. Annu. Rev. Entomol., 7, 107–136. — **126.** SACHS, L., 1973. Angewandte Statistik. Planung und Auswertung, Methoden und Modelle. 4. Aufl. Berlin, Heidelberg, New York. — **127.** SCHEERPELTZ, O., 1927. Ein Staphylinide als Blütschädling (Col.). (2. Beitrag zur Kenntnis der Biologie der Staphyliniden). Koleopterol. Rundsch., 13, 1–9. — **128.** SCHEERPELTZ, O., 1933. Bearbeitung der Staphylinidae im

Coleop Catalog Junk-Schenking. Partes 129–130 Berlin 1933/1934. — **129.** SCHILDKNECHT, H., U. MASCHWITZ und H. WINKLER, 1968a. Zur Evolution der Carabiden-Wehrsekrete. Über Arthropoden-Wehrsekrete XXXII. Naturwissenschaften, 55, 112–117. — **130.** SCHILDKNECHT, H., H. WINKLER und U. MASCHWITZ, 1968b. Über Arthropoden-Abwehrstoffe XXXI. Vergleichend chemische Untersuchungen der Inhaltsstoffe der Pygidialwehrblasen von Carabiden. Z. Naturforsch., 23b, 637–644. — **131.** SCHILDKNECHT, H., D. BERGER, D. KRAUSS, J. CONNERT, J. GEHLHAUS und H. ESSENREIS, 1976. Defense Chemistry of *Stenus comma* (Coleoptera: Staphylinidae). LXI. J. Chem. Ecol., 2, 1–11. — **132.** SCHNEFF, E., W. WENNEIS und H. SCHILDKNECHT, 1969. Über Arthropoden-Abwehrstoffe XLI. Zur Explosionschemie der Bombardierkäfer. IV. Zur Feinstruktur der Pygidialwehrblasen des Bombardierkäfers (*Brachynus crepitans* L.). Z. Zellforsch., 96, 582–599. — **133.** SCHWERTFEGER, F., 1975. Synökologie. Hamburg-Berlin. — **134.** SHOREY, H. H., 1973. Behavioral Responses to Insect Pheromones. Annu. Rev. Entomol., 18, 349–380. — **135.** SINGER, K., 1955. Die Käfer. Beiträge zur Fauna des unteren Maingebietes von Hanau bis Würzburg mit Einschluß des Spessarts. Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Museums der Stadt Aschaffenburg, Heft 7 pp 272. — **136.** SKUHRAVY, V., 1959. Potrava polních strévlíkovitých. (Die Nahrung der Feldcaraben). In Tschechisch mit deutscher Zusammenfassung Cas. Cesk. Společnosti Entomol. (Acta Soc. Entomol. Cech.), 56, 1–18. — **137.** SNODGRASS, R. E., 1935. Principles of Insect Morphology. NY London. — **138.** SNYDER, N. F. R., 1967. An Alarm Reaction of Aquatic Gastropods to Intraspecific Extract. Cornell Univ. Agric. Exp. Sta. Mem., 403, 1–122. — **139.** SOUTHWOOD, T. R. E., 1966. Ecological Methods. London pp 24–46. — **140.** SRENG, L. und A. QUENNEDY, 1976. Role of a Temporary Ciliary Structure in the Morphogenesis of Insect Glands. An Electron Microscope Study of the Tergal Glands of Male *Blattella germanica* L. (Dictyoptera/Blattellidae). J. Ultrastruct. Res., 56, 78–95. — **141.** STEEL, W. O., 1970. The Larvae of the Genera of the Omaliinae (Coleoptera: Staphylinidae) with Particular reference to the British Fauna. Trans. R. Entomol. Soc. Lond., 122, 1–47. — **142.** STEIN, FR., 1847. Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten in Monographien bearbeitet. 1. Die weibl. Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847. — **143.** STEIN, G., 1969. Über den Feinbau der Duftdrüsen von Heteropteren. Die hintere larvale Abdominaldrüse der Baumwollwanze *Dysdercus intermedius* Dist. (Insecta, Heteroptera). Z. Morphol. Tiere, 65, 374–391. — **144.** STEINBRECHT, R. A., 1964. Feinstruktur und Histochemie der Sexualduftdrüse des Seidenspin-

ners *Bombyx mori* L. Z. Zellforsch., 64, 227–261. — **145.** TANNERT, W. und B. C. HIEN, 1973. Nachweis und Funktion eines »Versammlungsstoffes« und eines »Alarmduftstoffes« bei *Blaps mucronata* Latr. 1804 (Coleoptera—Tenebrionidae). Biol. Zentralbl., 92, 601–612. — **146.** TOTTENHAM, C. E., 1939. Some Notes on the Nomenclature of the Staphylinidae (Coleoptera). Proc. R. Entomol. Soc. Lond. Ser. B. Taxon, 8, 224–237. — **147.** TSCHINKEL, W. R. 1975a. A Comparative Study of the Chemical Defensive System of Tenebrionid Beetles: I. Chemistry of the Secretions. J. Insect Physiol., 21, 753–783. — **148.** TSCHINKEL, W. R., 1975b. A Comparative Study of the Chemical Defensive System in Tenebrionid Beetles. III. Morphology of the Glands. J. Morphol., 145, 355–370. — **149.** UEBEL, E. C., MEYER SCHWARZ, R. E. MENZER und R. W. MILLER, 1978a. Mating Stimulant Pheromone and Cuticular Lipid Constituents of *Fannia pusio* (Wiedemann) (Diptera: Muscidae). J. Chem. Ecol., 4, 73–81. — **150.** UEBEL, E. C., MEYER SCHWARZ, R. W. MILLER und R. E. MENZER, 1978b. Mating Stimulant Pheromone and Cuticular Lipid Constituents of *Fannia femoralis* (Stein) (Diptera, Muscidae). J. Chem. Ecol., 4, 83–93. — **151.** URBACH, G., 1963. Thin-Layer Chromatography of Aliphatic 2,4-Dinitrophenylhydrazones. J. Chromatogr., 12, 196–207. — **152.** VERHOEFF, H. A., C. J. NAGELKERKE und N. G. E. JOSSE, 1977. Aggregation Pheromones in *Colombola*. J. Insect Physiol., 23, 1009–1013. — **153.** WAUTIER, V., 1971. Un phénomène social chez les Coléoptères: le gregarisme des *Brachynus*. Insect Sociaux Suppl., 18, 1–84. — **154.** WEATHERSTONE, J. und J. E. PERCY, 1970. Arthropod Defensive Secretions. In: M. BEROZA, Chemicals Controlling Insect Behavior NY-Lond. 1970. — **155.** WEBER, E., 1967. Grundriß der biologischen Statistik. 6. Auflage Stuttgart. — **156.** WEBER, H. und H. WEIDNER, 1974. Grundriß der Insektenkunde. 5. Auflage Stuttgart. — **157.** WHEELER, J. W., G. M. HAPP, J. ARAUJO und J. M. PASTEELS, 1972. γ -Dodecalactone from Rove Beetles. Tetrahedron Lett., 46, 4635–4638. — **158.** WICHMANN, H. E., 1955. Das Schutzverhalten von Insekten gegenüber Ameisen. Z. angew. Entomol., 37, 507–510. — **159.** WIGGLESWORTH, V. B., 1933. On the Function of the so-called »Rectal Glands« of Insects. Q. J. Microsc. Sci., NS 75, 131–150. — **160.** WIGGLESWORTH, V. B., 1948. The Structure and Deposition of the Cuticle in the Adult Mealworm, *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera). Q. J. Microsc. Sci., 89, 197–217. — **161.** WINKLER, H., 1968. Über die Abwehrstoffe von Carabiden. Diss. Heidelberg. — **162.** ZDAREK, J., 1970. Mating Behavior in the Bug, *Pyrhocoris apterus* L. (Heteroptera): Ontogeny and its Environmental Control. Behaviour, 37, 253–268.

Lebenslauf

Geburtsdatum und -ort: 2. November 1949 in Limburg/Lahn

Daten zur
Schulbildung: Ostern 1956 – Einschulung in die Linné-
Schule Frankfurt (Grundschule)
Ostern 1960 – Wechsel in die Helmholtz-
schule Frankfurt (Gymnasium f. Jungen)
Juni 1968 – Schulabschluß mit Abitur

Daten zur
Hochschulbildung: Oktober 1968 – Zulassung zum Studium
an der J. W. Goethe-Universität mit den
Fächern: Zoologie, Botanik und
Biochemie
Juni 1971 – Diplomvorprüfung
April 1974 – Studienabschluß mit Diplom
WS 1971/72 – WS 1974/75 – Tätigkeit
als wissenschaftliche Hilfskraft mit
Einsatz in Tierbestimmungsübungen,
Exkursionen und im Kleinen Zoologi-
schen Praktikum.
WS 1976/77 – Lehrauftrag für Kompakt-
praktikum
SS 1975 – SS 1977 – Stipendium (bzw.
Darlehen) nach dem Graduierten-
förderungsgesetz

Meine akademischen Lehrer waren:

Zoologie: Bruns, Burkhardt, Fiedler, Gnatzy, Gutmann,
Halbach, Hanke, Hölldobler, Horn, Jander, Klause-
witz, Koeniger, Lindauer, Maschwitz, Merkel,
H. Meyer, Peters, Rietschel, Starck, Winter.
Botanik: Butterfaß, Hilgenberg, Kohlenbach, H. Lange,
Lötschert, Rosenstock, Ziegler.
Biochemie: Fasold.
Chemie: Doiwa, Oelschläger, Quinkert, Ried, Rosenmund,
Teuber.
Physik: Czerny, Gebhardt, Martensen, Müser.
Mathematik: Reichert.
außerdem: Kranz, Schrötter (Computerkurs), Protsch (Paläo-
anthropologie), S. Rietschel, Vogel (Paläontologie).